Ecología

Editado por:

A. Soriano
R.J.C. León
O.E. Sala
C.M. Ghersa
M. Oesterheld
M.R. Aguiar
J.M. Paruelo
W.B. Batista
E.J. Chaneton
R.A. Golluscio
S. Burkart
S.B. Perelman
R. Fernandez Alduncín
M.A. Martínez-Ghersa
M. Semmartin
A.T. Austin
L. Yahdjian

2009

Cátedra de Ecología
Facultad de Agronomía
Universidad de Buenos Aires

http://www.agro.uba.ar/carreras/agronomia/materias/ecologia

INDICE

INTRODUCCION AL CURSO DE ECOLOGIA

La naturaleza presenta una gran diversidad de formas y aspectos. Entender esa diversidad es el trabajo de la Ecología que es la ciencia que estudia las causas de la abundancia y la distribución de los organismos en la naturaleza (Krebs 1972). En particular, los ecólogos inicialmente describen la heterogeneidad del sistema estudiado y, basados en la Teoría Ecológica, proponen hipótesis sobre los procesos que operan en él. Luego ponen a prueba las hipótesis, o más exactamente sus predicciones, por medio de estudios de diferentes tipos. Este procedimiento se puede aplicar para estudiar los procesos que originaron los patrones o bien los que mantienen a la comunidad con la organización que observamos en la naturaleza. No necesariamente los procesos que originan y mantienen los patrones de organización son los mismos.

Dos conceptos señalados en el párrafo anterior merecen una atención particular. El primero es el de sistema. La ecología estudia básicamente cuatro tipos de sistemas: organismos, poblaciones, comunidades y ecosistemas. Recientemente se ha interesado por un quinto que es la biosfera. El segundo concepto que merece atención es la Teoría Ecológica que está compuesta por el conjunto de generalizaciones aceptadas por los ecólogos y que se refieren a la estructura y el funcionamiento de los diferentes sistemas estudiados. En las ciencias la teoría cumple un papel importante pues es la que por un lado nos orienta en la observación y por el otro nos permite inferir los procesos que actúan detrás del patrón. La teoría es evaluada cada vez que una hipótesis se somete a la prueba experimental. La sucesiva acumulación de datos experimentales permite modificar y mejorar la teoría.

Hipótesis, experimentos e inferencias ecológicas

¿Cómo trabajan los ecólogos? ¿Qué procedimientos utilizan para concretar las investigaciones que realizan? La Ecología, al igual que las otras ciencias utiliza el método científico. Este es un proceso cíclico en el que se transita sucesivamente por las etapas de teoría, observación, hipótesis, experimentos o estudios de comprobación, nuevas observaciones, formulación de nuevas hipótesis. En general, las observaciones iniciales son interpretadas a la luz de los conocimientos o ideas prevalecientes en ese momento (teoría). Esta interpretación lleva a proponer una hipótesis que explica el fenómeno (si

ocurre A entonces ocurrirá B). La hipótesis o una predicción[1] derivada de ella es sometida a la prueba experimental (modificamos el sistema de manera que ocurra A y comprobamos si ocurre B). Esta prueba o estudio genera nuevas observaciones que pueden corroborar o no la hipótesis o la predicción. La reformulación de hipótesis o la acumulación de nuevas observaciones llevan a proponer nuevas hipótesis que guían nuevos experimentos.

En Ecología muchos de los procesos son 'invisibles'. Por ejemplo, no es posible observar cómo las plantas compiten por una molécula de agua o de nitrato, o no es posible observar que el crecimiento de una población de mariposas sea limitado por la temperatura. Para poner a prueba que existe competencia los ecólogos miden y comparan el crecimiento de individuos y poblaciones al modificarse las condiciones ambientales. Por ejemplo, comparan el desempeño de plantas creciendo individualmente o acompañadas de otras plantas o comparan el crecimiento de una población en condiciones naturales o con suplemento de calor. Los números que describen el crecimiento individual o el de poblaciones en dos momentos o situaciones son comparados y, con la ayuda de la teoría, son interpretados (Figura 1). De las diferencias en las respuestas se infiere el proceso, ya sea de competencia por recursos o de tolerancia a bajas temperaturas. Los ecólogos, entonces, ganan conocimiento sobre los procesos ecológicos que estudian al comparar situaciones (patrones) contrastantes de número de individuos o de abundancia de factores. Estos patrones contrastados pueden ser espontáneos o experimentalmente manipulados por el investigador.

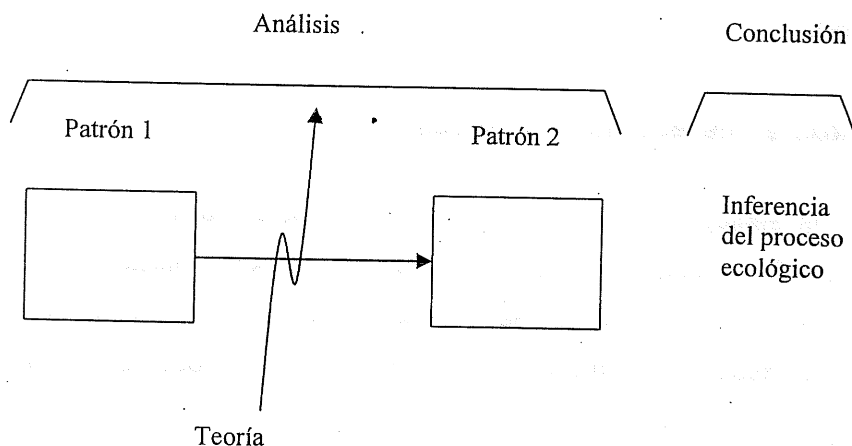


Figura 1. Representación esquemática del proceso de inferencia ecológica. Dos patrones de distribución y abundancia de organismos o de factores son comparados a la luz de la teoría ecológica. La comparación permite inferir que el proceso ecológico ha ocurrido o está ocurriendo. (Tomado de Aguiar 2006)

[1] Mientras las hipótesis, en general, hacen referencia a un proceso, las predicciones hacen referencia a los aspectos del sistema que cambiarán y que se medirán concretamente.

Sistemas ecológicos en el tiempo y en el espacio

La estructura y el funcionamiento de los sistemas ecológicos pueden estudiarse a distintas escalas espaciales y temporales. Desde el punto de vista espacial (teniendo en cuenta el rango de sistemas estudiados desde individuos hasta la biosfera) el rango de tamaños de un sistema ecológico puede ser unos pocos cm^3 hasta la biosfera entera. El rango de escalas temporales considera desde lapsos menores al minuto hasta milenios. Por ejemplo, al analizar el pastoreo de un grupo de ciervos, un ecólogo puede dedicarse a estudiar la forma en que un animal selecciona qué parte de una planta come, cómo se mueve entre estaciones de pastoreo, que áreas de un paisaje utilizan (lomas secas o bajos húmedos), o cómo migra con el cambio de estaciones dentro de una región de miles de km^2. Los ecólogos interesados en el cambio global pueden estar interesados en estudiar las respuestas de diferentes poblaciones de grandes herbívoros al calentamiento global en diferentes regiones del globo.

Una de las dificultades del estudio de rangos de escala tan amplios es la definición de la heterogeneidad del sistema. Este tema en particular se trata en el Capítulo 11 de esta guía. Sin embargo, es posible adelantar algunas ideas. A cada escala es posible describir una heterogeneidad conformada por distintos entes. A medida que se cambia de escala cambian los entes y por lo tanto cambia la heterogeneidad. Para entender esta idea podemos recurrir a la analogía de un paracaidista que en su caída puede observar cada vez más detalles de la superficie terrestre a medida que desciende, pero al mismo tiempo la heterogeneidad del mosaico de la superficie terrestre que observa cambia también. Diferentes escalas espaciales generalmente requieren utilizar diferentes escalas temporales. Por ejemplo, un ecólogo puede estar interesado en estudiar el movimiento de los animales en una región de miles de km^2. A esa escala espacial es necesario evaluar la estacionalidad climática y la variabilidad climática interanual a escala de años y décadas. En cambio, si quiere estudiar el movimiento dentro de unas pocas hectáreas, debería estudiar la variabilidad ambiental dentro del día.

Niveles de organización biológica

Desde la formación de la Tierra, hace aproximadamente 4.500 millones de años, la biosfera ha evolucionado y aumentado en complejidad. Durante los primeros 3.500

millones de años la evolución fue predominantemente bioquímica, es decir que estuvo caracterizada por cambios y aumento de la complejidad bioquímica (e.g. glucólisis y cadena respiratoria, fotosíntesis). Con la aparición de organismos multicelulares la evolución se ha manifestado, principalmente, como cambios en la morfología de los organismos. La diversidad de formas que observamos en el registro fósil y en nuestros ecosistemas es producto de esta segunda fase en la evolución de la biota. La suma o producto de la evolución de la biota ha generado un nivel creciente de diversidad en la forma en que interaccionan los organismos y las especies entre sí. Actualmente tiene sentido describir esa diversidad en niveles de organización biológica que ayudan a entender y trabajar con ella. En general se describen 6 niveles de organización: célula, organismo, población, comunidad, ecosistema y biosfera.

Célula. Es la unidad funcional mínima que se puede reproducir y tiene la información y la potencialidad para generar un individuo. En organismos multicelulares las células integran tejidos que cumplen distintas funciones. En general, este nivel es estudiado por la fisiología vegetal y animal y no es estudiado directamente por ecólogos.

Organismo. Esta es la unidad funcional de los siguientes niveles de organización estudiados por la ecología, pues los organismos son los que interaccionan con el ambiente y con los otros organismos.

Población. Es un grupo de organismos que interactúan a través de intercambio genético. Este nivel puede hacer referencia a un conjunto de individuos que coinciden en tiempo y espacio, población local, o al total de individuos de una especie, población específica.

Comunidad. Es un grupo de poblaciones que interactúan entre sí y con el ambiente. Esta mutua influencia determina no sólo cambios en el tamaño de las poblaciones sino también cambios evolutivos. Estos cambios genéticos que no involucran intercambio de gametas se denomina co-evolución. Al considerar este nivel de organización podemos referirnos a una comunidad concreta con coordenadas espaciales y temporales o en forma abstracta a un conjunto de poblaciones.

Ecosistema. Es el sistema formado por un grupo de poblaciones que interactúan entre sí y con los factores del ambiente como suelos y clima. A diferencia de la comunidad el ecosistema es definido desde la perspectiva de los intercambios de energía y materia .

entre los organismos entre sí y con el ambiente. En un ecosistema definimos niveles tróficos como productores (autótrofos) o consumidores (heterótrofos) y además incluimos los reservorios de materiales en el ambiente y la energía incidente sobre y procesada por los organismos.

Biosfera. Es el conjunto de los organismos vivos (biota) que habitan en la Tierra junto con el medio físico que les rodea. En la biosfera se acumulan materiales de acuerdo con la estequiometría de los tejidos de los organismos.

Los niveles de organización pueden ser caracterizados de acuerdo con su estructura y funcionamiento. La Tabla 1 presenta los atributos que estudiamos para caracterizar estructura y funcionamiento de los niveles de organización que más comúnmente se estudian en la Ecología.

Tabla 1. Estructura y funcionamiento de los niveles de organización biológica comúnmente estudiados en ecología. (Tomado de Aguiar, Cipriotti y Wiegand 2005)

	Atributos Descriptivos	
Niveles de Organización	**Estructura**	**Funcionamiento**
Individuo	Morfología Tamaño relativo de órganos	Tasa de fotosíntesis Tasa relativa de crecimiento Tasas de absorción de materiales
Población	Densidad Estructura de tamaños/edades Distribución espacial Proporción de sexos	Tasa de natalidad Tasa de mortalidad Tasa de inmigración y emigración Tasa de crecimiento
Comunidad	Composición específica, riqueza, diversidad Organización espacial	Interacciones interespecíficas Tasas de colonización Tasas de extinción
Ecosistema	Número de niveles tróficos Tamaño relativo de niveles tróficos Tamaño de reservorios de materiales Estructura del paisaje	Productividad de cada nivel trófico Tasas de circulación de materiales Eficiencia de transferencia de energía y materiales Movimiento de materiales en el paisaje

El curso de Ecología y los niveles de organización

En el curso de Ecología se tratan fundamentalmente los niveles de organización población comunidad y ecosistema. Los niveles célula y biosfera no son tratados específicamente. Los aspectos relativos a la célula se han tratado en otros cursos como (Bioquímica o Fisiología). Respecto de la población se tratan dos perspectivas. La primera perspectiva (Capítulo 4) observa la dinámica de poblaciones a lo largo de unas pocas generaciones ("tiempo ecológico") y discute conceptos y procesos propios de este nivel (Tabla 1). En el tiempo ecológico las poblaciones pueden crecer o decrecer o mantenerse estables en su tamaño. El capítulo discute condiciones para que esto ocurra. El Capítulo 3 discute los procesos que tienen lugar dentro de una población cuando se consideran muchas generaciones y, por lo tanto, ocurren cambios evolutivos ("tiempo evolutivo"). En el tiempo evolutivo las poblaciones desarrollan cambios en su composición genética, por ejemplo promoviéndose ciertos genotipos. Cuando dos especies concurren en tiempo y espacio se desarrollan interacciones interespecíficas que son tratadas en el Capítulo 5. Fundamentalmente tratamos la competencia y la depredación. Las características de estas interacciones dependen de las especies y de los niveles tróficos que ellas ocupan. El nivel de organización comunidad se trata en el Capítulo 6. En él se tratan las causas de la existencia de las comunidades y los procesos que actúan para determinar su membresía o composición (Tabla 1).

El nivel de organización ecosistema se trata en los Capítulos 7 y 8. El primero aborda los aspectos relativos al flujo de energía y el segundo los relativos a la circulación de elementos o materiales entre el ambiente y los organismos. Algunos de los aspectos discutidos, como por ejemplo los ciclos de los materiales ya han sido tratados o serán tratados en otros cursos. Es importante considerar que la Ecología está fundamentalmente interesada en discutir conjuntamente ambos aspectos (energía y materiales) y los ciclos de los diferentes elementos, en particular, deben tratarse en forma integrada. Esta visión se refuerza en el Capítulo 10, que presenta la dinámica de la sucesión ecológica. Las comunidades y los ecosistemas están periódicamente sometidos a disturbios (naturales o antrópicos) que cambian su estructura y funcionamiento. En este sentido el Capítulo 10 permite integrar aspectos relativos a poblaciones, comunidades y ecosistemas.

Esta reseña de la guía del curso deja algunos temas afuera. Sin embargo, un repaso de los contenidos de los capítulos no mencionados permite al lector darse cuenta que estos contenidos son importantes y complementarios a lo reseñado. Por otro lado, es importante llamar la atención sobre el hecho que cada capítulo propone una lista de lecturas adicionales que son obligatorias para todos los que consideren que una comprensión acabada de la biología de nuestros ecosistemas es un aspecto clave para el manejo apropiado de los recursos naturales.

El curso de Ecología en la Facultad de Agronomía

La ciencia es una forma organizada de presentar y ganar conocimiento acerca de diferentes sistemas. La humanidad ha encontrado dos motivaciones fundamentales para ganar conocimiento científico sobre su entorno. La primera es básicamente por el simple hecho de conocer más ("curiosidad"). El segundo, en cambio, es la necesidad de intervenir en ese entorno con algún fin. En la FAUBA las carreras que se enseñan están claramente orientadas por esta segunda visión. Por ejemplo en Agronomía el objetivo que guía la intervención es la producción de algún recurso natural o bien primario, en cambio en las Ciencias Ambientales la intervención está orientada por un fin no necesariamente productivo de la misma manera que en el caso del Diseño del Paisaje. Al principio de esta introducción indicamos que la Ecología era la ciencia que estudiaba las causas de la abundancia y distribución de los organismos. Este objetivo es claramente indiferente a las dos motivaciones (conocer por curiosidad o conocer para intervenir). Sin embargo, la inclusión de esta materia en las carreras de la FAUBA obedece a la certeza que cualquier intervención en entorno humano (ambiente) debe estar guiada por certezas acerca del componente biofísico. Los alumnos que hayan tomado el curso de ecología deberían haber desarrollado una visión integrada sobre los principales componentes bióticos (poblaciones, comunidades, ecosistemas) del sistema (campo, cuenca, paisaje, región) y los procesos relevantes en él. Las decisiones sobre la intervención en el sistema obviamente estarán guiadas por otros aspectos además de los ecológicos. En el caso de la agronomía o de las ciencias ambientales, estarán guiadas por aspectos socio-económicos. En este sentido nuestra idea es que es necesario que las técnicas que apliquemos para el logro de objetivos de manejo y conservación de los recursos naturales estén fuertemente sustentadas en la "identidad" biofísica del ecosistema que se va a manejar.

Lecturas complementarias sugeridas para los capítulos de la guía

Tema a desarrollar	Bibliografía sugerida
INTRO, NICHO y AMBIENTE TP1: Descripción, visita, armado de grupos	Aguiar, M. 2006. Introducción a la ecología, p. 17-27. *En* M. Van Esso, et al., eds. Fundamentos de ecología. Su enseñanza con un enfoque novedoso. Editorial Facultad de Agronomía, UBA. Ediciones Novedades educativas, Buenos Aires. McNaughton, S.J., and L.L. Wolf. 1984. Introducción a la ecología, p. 1-12, In S. J. McNaughton and L. L. Wolf, eds. Ecología general. Ediciones Omega S. A., Barcelona. Pianka, E. 1982. Capítulo 7. El nicho ecológico. Ecología evolutiva. Ediciones Omega.
EVOLUCIÓN	Oesterheld, M. 2006. La evolución de las poblaciones, p. 69-96. *En* Van Esso, et al., eds. Fundamentos de ecología. Su enseñanza con un enfoque novedoso, 4. Editorial Facultad de Agronomía, UBA. Ediciones Novedades educativas, Buenos Aires.
POBLACIONES	Batista, W. 2006. Dinámica de las poblaciones, p. 29-47, *En* Van Esso, et al., eds. Fundamentos de ecología. Su enseñanza con un enfoque novedoso. Editorial Facultad de Agronomía, UBA. Ediciones Novedades educativas, Buenos Aires.
INTERACCIONES	Aguiar, M. 2006. Interacciones entre especies, p. 49-67, *En* M. Van Esso, et al., eds. Fundamentos de ecología. Su enseñanza con un enfoque novedoso. Editorial Facultad de Agronomía, UBA. Ediciones Novedades educativas, Buenos Aires.
COMUNIDADES	Chaneton; E. 2005. Factores que determinan la heteroeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. Pags. 19. En. M. Aguiar, M. Oesterheld, C. Ghersa y J. Paruelo, eds. La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Editorial Facultad de Agronomía, UBA.

FLUJO DE ENERGIA	Paruelo, J.M., y W. Batista. 2006. El flujo de energía en los ecosistemas, p. 97-115. *En* M. Van Esso, et al., eds. Fundamentos de ecología. Su enseñanza con un enfoque novedoso. Editorial Facultad de Agronomía, UBA. Ediciones Novedades educativas, Buenos Aires. Smith, R.L & T.M. Smith. 2001. Ecología. 4a Edición. Addison-Wesley. Capítulos 23 y 24 (páginas 360-386). Pimentel, D., and M. Pimentel. 2005. El uso de la energía en la agricultura, una visión general. LEISA Revista de Agroecología Junio 2005:5-7.
CICLO DE MATERIALES	Smith, R.L & T.M. Smith. 2001. Ecología. 4a Edición. Addison-Wesley. Capítulo 25 (páginas 374-406)
SUCESION	Ghersa, C. 2005. La sucesión ecológica en los agrosistemas pampeanos: sus modelos y significado agronómico. Pags. 195. En. M. Aguiar, M. Oesterheld, C. Ghersa y J. Paruelo, eds. La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Editorial Facultad de Agronomía, UBA. Omacini, M., P.Tognetti, H. Trebino y E. Chaneton. 2005. La sucesión posagrícola en la Pampa Interior. Invasión y dominancia de plantas exóticas durante los primeros 20 años. Pags. 215. op.cit.
INVENTARIO DE LOS RECURSOS NATURALES	Ricklefs, R. E. 1998. Invitación a la Ecología. Ed. Panamericana. Capítulo. 5
SERVICIOS DE LOS ECOSISTEMAS Y CAMBIO GLOBAL	Daily et al. (1997). Servicios de los Ecosistemas: beneficios que la sociedad recibe de los ecosistemas naturales. Tópicos en Ecología Nro. 2. Ecological Society of America. Vitousek, P.M., J. Aber, R.W. Howarth, G.E. Likens, P.A. Matson, D.W. Schindler, W.H. Schlesinger, and G.D. Tilman. 1997. Alteración antrópogenica del ciclo global del Nitrógeno: causas y consecuencias Tópicos en Ecología, Vol. 1. Ecological Society of America, USA. Smith, R.L & T.M. Smith. 2001. Ecología. 4a Edición. Addison-Wesley. Capítulo 26 (páginas 410-435) Schlesinger, W.H. 2000. Biogeoquímica: un análisis del cambio global Ariel Ciencia, S. A., Barcelona. Fernández R. (2001). Impacto Global de las Actividades Agropecuarias. L. Giuffré (coord.) Impacto Ambiental en Agrosistemas. (2da edición).

CAPÍTULO 1

Ecología Austral 3:57-66, 1993
Asociación Argentina de Ecología

Ayuda didáctica

Aplicación de la teoría ecológica a la solución de problemas agronómicos[1]

María Semmartin, Carlos Di Bella, Agustín Grimoldi y Martín Oesterheld
IFEVA, Departamento de Ecología, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina

Resumen. *El objetivo de este trabajo es mostrar los vínculos que unen la ecología con la agronomía. En particular, nos interesa mostrar la utilidad del estudio de la ecología como parte de la formación del profesional agrónomo. La agronomía estudia los sistemas agrícolas y ganaderos para generar técnicas de manejo que maximicen ciertos objetivos, generalmente económicos, dentro de las restricciones que impone el ambiente. Por su parte, la ecología estudia las relaciones entre organismos y entre éstos y su ambiente en una diversidad de ecosistemas que incluye a los agroecosistemas. La ecología provee los conocimientos para crear un marco de análisis más adecuado de los problemas agronómicos, favorecer el mejor entendimiento de los sistemas y obtener soluciones. Se presentan dos problemas agronómicos concretos que ilustran esto: (1) el manejo del pastoreo sobre pastizales naturales y (2) el control de malezas dentro de un planteo agrícola. En ambos, un enfoque ecológico permite analizar el problema a distintas escalas, respetando las jerarquías definidas para los niveles de organización. En el manejo del pastoreo es de especial importancia la consideración de la respuesta de las plantas individuales a la defoliación, las relaciones de competencia entre las especies, su demografía, la estructura del canopeo, la composición de la comunidad y la magnitud de los distintos flujos de energía. En el control de malezas, los conceptos ecológicos que cobran importancia son las estrategias de invasión y perpetuación de los individuos de cada especie, la demografía de las poblaciones y las relaciones interespecíficas (fundamentalmente competencia) entre las malezas y el cultivo y entre las diversas malezas. La utilización de éstos y otros conceptos ecológicos resulta indispensable para el manejo óptimo de los recursos naturales.*

Abstract. *The objective of this paper is to show the relation between ecology and agronomy. We particularly stress the importance of ecological knowledge as part of the professional education of agronomists. Agronomy studies agricultural systems in order to generate management techniques aimed at maximizing different objectives within the context of a limited environment. Ecology provides the framework for a better analysis of agricultural problems and a better underestanding of agroecosystems. We introduce two agricultural problems as examples: (1) grazing management in natural grasslands and (2) weed control in crop systems. In both situations, an ecological perspective allows to analyze agricultural problems at different scales, according to the hierarchies determined by different levels of organization. Regarding grazing management, it is very important to consider basic ecological concepts on individual plant response to defoliation, competition among species, demography, canopy structure, community species composition, and energy flow. In the case of weed control, we stress the importance of ecological concepts on invasion and perpetuation strategies of individual plants, population demography, and interspecific relations (largely competition) between*

[1] Rolando J.C. León actuó como editor durante el referato de este trabajo.

weeds and crops and among different weeds. The use of these and many other ecological concepts becomes important for the optimal management of natural resources.

Introducción

La ecología es la ciencia que estudia las relaciones entre los organismos y su ambiente (McNaughton y Wolf 1984). La ciencia ecológica abarca un campo muy amplio dentro de las ciencias biológicas y se apoya en conocimientos tan distintos como la física del aire y el comportamiento animal con el fin de reconocer la organización de la naturaleza. A pesar de que la ecología ya ocupa desde hace muchos años un lugar definido entre las ciencias biológicas, existe cierto grado de confusión acerca de su significado ya que es frecuente que se la confunda con el "ecologismo" practicado por grupos y partidos de renombre internacional. A pesar de esta confusión, en este siglo la ciencia ecológica se ha transformado en una herramienta fundamental para la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas y sus aplicaciones tecnológicas contribuyen al mejor manejo de los recursos naturales.

Dentro de los distintos tipos de ecosistemas, uno de los más intensamente estudiados ha sido el sistema agrícola-ganadero: un grupo de componentes bióticos y abióticos relacionados, algunos de ellos bajo control humano, que constituyen una unidad con el fin de producir alimento y fibra (Elliot y Cole 1989). Los agroecosistemas actualmente ocupan un 30% de la superficie total y generan un 20% de la productividad primaria neta terrestre (Coleman y Hendrix 1988, Elliot y Cole 1989). Abarcan las regiones más productivas de la Tierra y han sido intensamente utilizados por el hombre a lo largo de la historia.

A través de los agroecosistemas circula un importante flujo de materia y energía en forma de fertilizantes, combustible y trabajo humano. Algunas predicciones enuncian que para el año 2000 el área cultivada se incrementará en un 4% mientras que el crecimiento poblacional mundial será del 40% (Brown 1985, Coleman y Hendrix 1988). Asimismo, en muchas regiones se observa un paulatino deterioro de la capacidad de producción de los agroecosistemas como consecuencia de la pérdida de suelo por erosión, el deterioro de la vegetación por sobrepastoreo o la invasión de malezas. Estas observaciones indican una urgente necesidad de mejorar los rendimientos por unidad de superficie mediante el uso de técnicas de conservación de los recursos.

La agronomía estudia los sistemas agrícolas y ganaderos y los resultados de este ejercicio derivan en distintas técnicas de manejo. Tradicionalmente, la ecología concentró sus investigaciones en el estudio de poblaciones, comunidades y ecosistemas bajo condiciones naturales. Sin embargo, en los últimos tiempos ha crecido el interés en la participación del hombre como un elemento manipulador de los ecosistemas y muchos ecólogos han dirigido su trabajo hacia los agroecosistemas. A pesar del control humano sobre los ecosistemas, las leyes fundamentales que rigen el funcionamiento del sistema agrícola-ganadero son las mismas que rigen los sistemas no antrópicos (Fernández 1979). Como resultado, la ecología ha dado explicación a numerosos fenómenos del campo de la agronomía. Esta, a su vez, ha generado nuevos interrogantes para la ciencia ecológica de la misma manera que la medicina estimula la investigación básica en biología celular y molecular. El vínculo que une a la ecología con la agronomía se asemeja entonces a una simbiosis: una se nutre de la otra. La agronomía presenta fenómenos y problemas que son objeto de estudio de la ecología. Por otro lado, la ecología genera teorías e información básica que son de utilidad para el desarrollo de la tecnología agronómica. El objetivo de este trabajo es mostrar los vínculos que unen la ecología con la agronomía poniendo un énfasis especial en una de las dos direcciones de esta relación: la ecología aplicada a la interpretación y solución de problemas agronómicos.

Un ejemplo claro de la forma en que la agronomía nutre a la teoría ecológica es la teoría de la selección natural de las especies, postulada por Charles Darwin en el siglo pasado. Darwin, quien se definía simplemente como naturalista (Darwin 1872), basó buena parte de su teoría en observaciones sobre el proceso de domesticación y mejoramiento de plantas y animales. El conocimiento empírico desarrollado por muchas generaciones de agricultores resultó para Darwin en un "experimento" crucial para la fundamentación de su teoría de la Selección Natural, un elemento clave de la teoría ecológica. Pocos años más tarde comenzarían las primeras definiciones de ecología (Spalding 1903, Livingston

Tabla 1. Vinculaciones entre conceptos y procesos incluidos en la enseñanza de Ecología y su aplicación en el aprendizaje de otras áreas de la formación del agrónomo y en el trabajo profesional.

Conocimiento en Ecología	Aplicación
Demografía	Control de malezas, manejo de bosques, diagnóstico de problemas y evaluación de prácticas de manejo (mediciones de densidad, cobertura, etc)
Competencia	Control de malezas, deterioro de la vegetación natural
Relación depredador-presa	Interacción planta-animal, sobrepastoreo
Comunidad vegetal	Heterogeneidad ambiental, escalas, relación suelo-vegetación
Evolución, selección natural	Domesticación de plantas y animales, estrategias de invasión de malezas, adaptación de organismos espontáneos y domésticos a su ambiente.
Flujo de energía	Aprovechamiento de la radiación, manejo del canopeo, establecimiento de la carga animal, impacto del control de plagas y parásitos
Circulación de nutrientes	Manejo del suelo, aplicación de fertilizantes, descomposición de materia orgánica, manejo de residuos de cosecha
Jerarquías - Niveles de organización	Análisis de problemas, representación de resultados, heterogeneidad de la vegetación
Sucesión ecológica	Efecto de los disturbios sobre la vegetación, el sobrepastoreo, la desertización, manejo equilibrado de formaciones naturales

1909, Moore 1920), las que le darían a los estudios y teorías de Darwin el marco adecuado para su comprensión.

La otra cara de la interacción entre la ecología y la agronomía, el aporte de conocimientos de la ecología para el desarrollo de tecnologías agronómicas, es evidente cuando se analizan algunos de los temas estudiados por la ecología (Tabla 1). El concepto de niveles de organización jerárquica es un ejemplo de este aporte (ver Apéndice), ya que la ecología permite visualizar el ecosistema a distintas escalas jerárquicas (individuo, población, comunidad, ecosistema) y temporales (tiempo ontogénico, ecológico y evolutivo) (Allen y Star 1982). Esta organización del análisis en distintos niveles de detalle favorece el proceso de investigación y facilita en buena medida la comprensión de los distintos problemas agronómicos. Sin embargo, esta organización jerárquica no siempre es percibida por estudiantes, productores y aún por agrónomos.

Un segundo ejemplo es el conocimiento sobre flujos de energía de los ecosistemas, que ha permitido el desarrollo de modelos de simulación que cuantifican la energía que circula de un compartimiento del sistema hacia otro. Estos modelos pueden ser aplicados, por ejemplo, a ecosistemas pastoriles, con el objetivo de estimar la producción de biomasa vegetal (productividad primaria) (Coughenour 1984, McNaughton 1984, Lauenroth et al. 1986) y la producción de carne (productividad secundaria) (Parsons et al. 1988). Asimismo permiten evaluar la magnitud y las diferentes formas de pérdida de energía dentro de cada compartimiento. El conocimiento de la dinámica y funcionamiento de los flujos de energía, así como el de los factores que los regulan, permite actuar sobre ellos modificándolos, con el propósito de optimizar la productividad y la

utilización del agroecosistema.

En las secciones siguientes se pone de manifiesto, a través de dos ejemplos concretos, el aporte de la ecología a la solución de problemas agronómicos. En el primer ejemplo presentaremos algunas bases ecológicas del manejo del pastoreo, determinando los componentes del sistema y algunas de las interacciones planta-animal para los distintos niveles de organización jerárquica. El segundo ejemplo está vinculado con la ecología de malezas y muestra cómo el estudio de las características morfológicas y la comprensión del funcionamiento del ciclo de una maleza (sorgo de alepo) ha sido de importancia vital para su control.

Pastoreo

Una gran proporción de agrónomos se enfrenta durante su vida profesional con un problema de naturaleza compleja: el manejo de animales de pastoreo con el fin de maximizar la producción de carne, leche o lana. La ecología provee herramientas para la comprensión del problema y en esta sección trataremos de mostrar algunas de ellas.

Como viéramos en la sección anterior, la ecología reconoce una organización jerárquica de la Naturaleza. Este enfoque permite analizar problemas agronómicos complejos descomponiéndolos en aspectos parciales correspondientes a distintos niveles o escalas dentro de una jerarquía de niveles de organización. Los animales en pastoreo interactúan con el ambiente a distintas escalas, afectando distintos procesos en cada una de ellas. A la escala de la planta individual los herbívoros producen cambios en el metabolismo, la tasa de crecimiento y la morfología. A la escala de la comunidad vegetal el pastoreo modifica la composición de especies y la estructura del canopeo. Finalmente, a la escala del ecosistema, los animales afectan el flujo de energía y la circulación de nutrientes. Por lo tanto, describiremos a continuación algunos de los efectos del pastoreo en esos tres niveles.

Planta individual

El pastoreo afecta los dos componentes de la tasa de crecimiento de una planta: la biomasa y la tasa de crecimiento relativa. Por un lado, la remoción de hojas ocasionada por el pastoreo tiende a disminuir la tasa de crecimiento ya que una planta recientemente defoliada cuenta con menor biomasa (McNaughton 1983). Por otro lado, la remoción de hojas puede ser acompañada por un aumento en la tasa de crecimiento relativa (TCR) de los tejidos remanentes. Este aumento en la TCR puede explicarse por cambios en el ambiente provocados por el pastoreo, tales como mayor intensidad lumínica sobre los tejidos basales, mayor conservación de la humedad del suelo debido a una reducción de la superficie transpiratoria y mayor reciclado de nutrientes a través de la orina y las heces (McNaughton 1979). Estos cambios ambientales aumentan la tasa de fotosíntesis y, junto con cambios en el movimiento de recursos dentro de la planta, pueden aumentar la TCR. Por lo tanto, el pastoreo puede tener un efecto positivo o negativo sobre el crecimiento de plantas individuales (McNaughton 1983).

Los agrónomos al tomar decisiones sobre la genética de las plantas forrajeras, la intensidad y frecuencia del pastoreo, el estado ontogénico de las plantas al momento de la defoliación y la parte de la planta que es removida (McNaughton 1979) deben considerar estas respuestas ecofisiológicas de las plantas individuales a la defoliación. Por ejemplo, al decidir la intensidad de pastoreo (biomasa removida/biomasa total), se deberá tener en cuenta el estado ontogénico de la planta, ya que el resultado puede ser muy distinto para el caso de una planta que esté rebrotando o una que haya tenido un tiempo suficiente para acumular reservas en las raíces.

Comunidad

La herbivoría produce alteraciones en la composición y en las formas de crecimiento de las especies que integran una comunidad vegetal. Los cambios en la composición florística son consecuencia de diferencias en la tasa de mortalidad y natalidad de las especies. El valor que asumen estas tasas estará determinado por ciertas características morfofisiológicas que le confieran a cada especie distinta capacidad de tolerar o evadir el pastoreo. Por ejemplo, el pastoreo afecta el

establecimiento de nuevos individuos, y de esta manera la tasa de natalidad, a través del control de la producción de semillas y la disponibilidad de sitios seguros para la germinación y la instalación (Oesterheld y Sala 1990). Estudios hechos en la Pampa Deprimida muestran que el pastoreo cambia la estructura del canopeo y produce un aumento de la importancia de especies dicotiledóneas que crecen con forma de roseta (Sala et al. 1986, Sala 1988). También se ha observado que si se excluye el pastoreo, disminuye el establecimiento de plántulas de las especies dicotiledóneas (Oesterheld y Sala 1990). La ausencia de pastoreo agota el banco de semillas de estas especies como consecuencia de un balance negativo entre la producción y la desaparición de semillas (Oesterheld y Sala 1990).

Los herbívoros tienen preferencia por ciertas especies sobre otras y esto determina que la intensidad y la frecuencia con que las especies son defoliadas no sean homogéneas. Esto, a su vez, puede determinar que las especies más frecuentemente consumidas sean progresivamente reemplazadas por las menos consumidas, quienes las desplazan por competencia. Este fenómeno es universal y muestra la importancia que tiene el pastoreo como modelador de la estructura del pastizal. Algunos ejemplos en la Argentina son: el ya mencionado caso de la Pampa Deprimida donde las dicotiledóneas en forma de roseta reemplazan a las gramíneas nativas (Sala et al. 1986), el reemplazo del coirón blanco (*Festuca pallescens*), una gramínea muy palatable de las áreas más húmedas de la estepa patagónica, por *Mulinum spinosum*, un arbusto espinoso (León y Aguiar 1985), y la invasión de leñosas espinosas, como el chañar (*Geoffrea decorticans*), en los pastizales de La Pampa y San Luis (León y Anderson 1983). En casos extremos el pastoreo selectivo puede conducir a la extinción de especies y a cambios drásticos en la estructura de la vegetación y del suelo como en el conocido fenómeno de la desertificación. Obtener un producto animal eficientemente sin deteriorar la composición florística de un pastizal es uno de los mayores desafíos con que se encuentra el agrónomo.

Ecosistema

A nivel de ecosistema, los herbívoros producen cambios muy importantes en la energía que fluye a través de sus distintos componentes (Figura 1). Uno de los procesos parciales más importantes de ese flujo, la productividad primaria, es la tasa a la cual la energía radiante es almacenada por fotosíntesis y actividad quimiosintética en forma de sustancias orgánicas que pueden ser usadas como alimento (Odum 1971).

Un ejemplo del efecto de los herbívoros sobre la productividad primaria es el de los pastizales africanos (McNaughton 1979) donde pastoreos de moderada intensidad estimulan la producción hasta dos veces por encima del nivel de sitios similares no pastoreados. Estos resultados muestran la influencia del componente herbívoros dentro del ecosistema, alterando el flujo de nutrientes y de esta forma aumentando el flujo de energía hacia el componente "vegetales" (Figura 1), que se traduce en un aumento en la productividad primaria del pastizal.

Relaciones entre niveles

Una vez caracterizados los efectos del pastoreo en cada uno de los tres niveles jerárquicos podremos, a través de un ejemplo, interrelacionarlos. Si el pastoreo se manejara de tal manera que las especies dominantes más apetecidas por el ganado pudieran responder al pastoreo con un aumento en su tasa de crecimiento relativa y por lo tanto llegar a compensar o sobrecompensar la remoción de tejido producida por el herbívoro, habría un aumento en la productividad primaria neta del componente "autótrofos" (Figura 1, componente "vegetales"). Esto beneficiará al componente "herbívoros" debido a un mayor flujo de forraje de buena calidad. Este aumento traería aparejado, en definitiva, un incremento de la productividad secundaria, que es lo que el agrónomo usualmente intenta maximizar en sistemas ganaderos.

En cambio, si las especies más apetecidas por el ganado no pueden compensar la remoción de tejido producida por el herbívoro, su crecimiento se verá disminuido y, en casos de pastoreo intenso, su frecuencia dentro de la comunidad a la que pertenecen también disminuirá. Como consecuencia de esto último, la dieta estará integrada por especies de menor digestibilidad y la producción de carne (productividad secundaria) será menor. En resumen, el pastoreo produce cambios en la *planta individual* que se traducen en variaciones de la composición de especies de la *comunidad* y repercuten

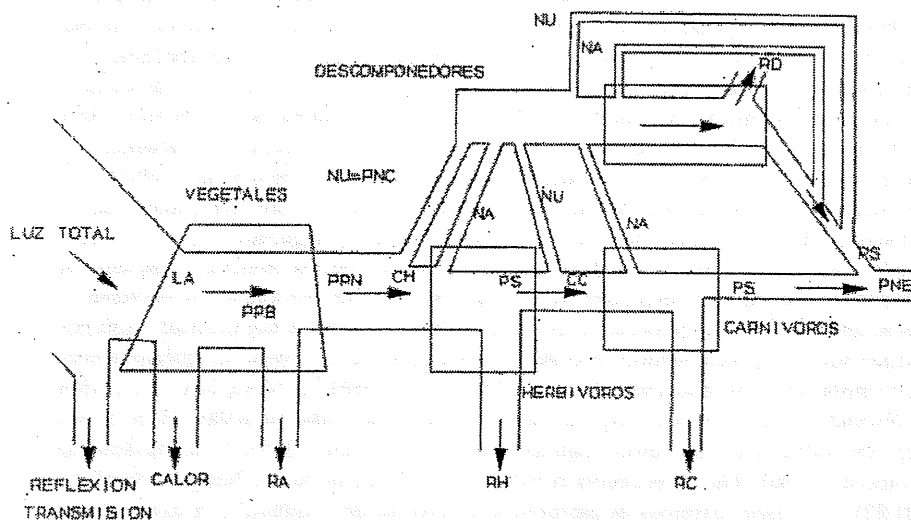


Figura 1: Flujo de energía en el ecosistema. LA: luz absorbida, PPB: productividad primaria bruta, RA: respiración de los autótrofos, PPN: productividad primaria neta, NU: no utilizado, PNC: productividad neta de la comunidad, CH: consumo de herbívoros, NA: no asimilado (heces y orina), RH: respiración de los herbívoros, PS: productividad secundaria, CC: consumo de carnívoros, RC: respiración por carnívoros, RD: respiración por los descomponedores, PNE: productividad neta del ecosistema (basado en Odum 1971 y en material didáctico preparado por la Cátedra de Ecología, Facultad de Agronomía, UBA).

sobre la productividad neta del *ecosistema*.

Malezas

En los últimos años, el desarrollo de tecnología para el control de malezas se orientó hacia la producción de herbicidas. Sin embargo, debido a la frecuente aparición de resistencia dentro de las poblaciones de malezas (Navas 1991) y de trastornos producidos por residuos del producto en alimentos, el agua y el suelo (Pimentel 1991), se comenzó a comprender la necesidad de hacer un uso más eficiente de los productos herbicidas (Satorre y Benech Arnold 1992). Actualmente, las líneas de pensamiento en relación con el control de malezas se orientan hacia la comprensión del proceso de enmalezamiento y requieren crecientes conocimientos de genética poblacional, ecología y fisiología de malezas (Navas 1991).

Como sucede con la mayoría de los problemas agronómicos, el del control de las malezas puede analizarse a distintos niveles de una jerarquía. A nivel del individuo, interesa conocer cuáles son los aspectos de la morfología y la fisiología de las malezas que les confieren la capacidad de invadir y competir con los cultivos. A nivel de población, el interés se mueve hacia la demografía de la maleza y a su diversidad genética. Finalmente, a nivel de la comunidad interesa conocer cuáles son las relaciones de competencia entre la maleza y el cultivo y entre aquélla y otras malezas.

En relación con las características individuales de las malezas, Newsome y Noble (1986) analizaron la longevidad, morfología, origen, crecimiento, mecanismo fotosintético y germinación de individuos de 86 especies invasoras de Australia. Concluyeron que ninguno de estos atributos era común a todas las especies y diferenciaron 10 grupos con diferente comportamiento. Un análisis similar no pudo asociar a las 20 malezas más perjudiciales de Inglaterra con determinadas familias, formas de vida ni, quizás más sorprendentemente, mecanismos de dispersión (Crawley 1987). Estos trabajos revelan una falta de semejanza en las características morfológicas y funcionales de las malezas y limitan el valor de amplias generalizaciones sobre ellas (Roy 1990, Navas 1991). Un caso particular de tales generalizaciones equivocadas es la idea, muy difundida por cierto, de que las malezas son

muy tolerantes a una amplia gama de situaciones ambientales. El grado de especialización de una maleza puede ser muy alto, y el ajuste entre sus caracteres y el funcionamiento global del agroecosistema suele alcanzar gran precisión (Soriano 1965).

A diferencia de las especies cultivadas, las malezas conforman poblaciones genéticamente más heterogéneas y, por lo tanto, pueden encontrarse en una misma población individuos que difieren en sus requerimientos para germinar o en su capacidad de competir (Harper 1977). El conocimiento de los procesos de natalidad, mortalidad, competencia y regulación por densidad de una determinada maleza es crucial para el agrónomo que intenta predecir el daño económico o diseñar un método de control. Esto resulta en que los índices poblacionales sean parámetros esenciales a tener en cuenta para el control de las malezas.

La comunidad de malezas instalada en un lugar responde a un conjunto de factores ecológicos precisos, que a su vez resultan limitantes para otras especies, que se ven de este modo impedidas de ingresar en la comunidad (Soriano 1965). Son estas relaciones de competencia entre malezas las que determinan que, paradójicamente, una vez que los herbicidas eliminan el grupo tradicional de malezas de una determinada región, en muchos casos otro grupo de especies pueda colonizar los cultivos y actuar como malezas aun más perjudiciales para el sistema (Navas 1991). En la primera mitad de este siglo, Parodi citaba a *Xanthium cavanillesi*, *Amaranthus quitensis* y *Datura ferox*, entre otras latifoliadas, como las malezas más perjudiciales para los cultivos de maíz en la Pampa Ondulada y atribuía al sorgo de alepo mucha menor importancia (Hall et al. 1989). Similares descripciones fueron hechas aun más recientemente por León y Suero (1962). Sin embargo, durante los últimos 30 años, el aumento del área cultivada con maíz y el uso generalizado de herbicidas para las malezas de hoja ancha habrían determinado situaciones de baja competencia para el grupo de malezas graminoides (*Echinochloa* sp., *Cynodon dactylon* y especialmente *Sorghum halepense*), que se convirtieron en dominantes de la comunidad de malezas de la mayoría de los cultivos (Hall et al. 1989).

Un caso especial: El Sorgo de Alepo

En el sorgo de alepo es posible distinguir dos tipos de estrategias de invasión y perpetuación: (1) crecimiento y brotación de rizomas (reproducción vegetativa) y (2) producción de nuevos individuos a partir de semillas (reproducción sexual). Desde el punto de vista del agrónomo que debe manejar un sistema enmalezado con sorgo de alepo, resulta importante conocer la respuesta a preguntas básicas sobre la estructura y la dinámica de la población: ¿Existe algún momento crítico en el que la biomasa de rizomas es más susceptible al control mediante herbicidas? ¿Qué requerimientos tiene la población de semillas para germinar e instalarse?

Reproducción por rizomas: mediante estudios detallados de la dinámica poblacional del sorgo de alepo se ha logrado determinar que la biomasa de rizomas en el suelo varía en forma cíclica anual: presenta valores máximos al finalizar el otoño y valores mínimos durante la primavera (Figura 2). La disminución inverno-primaveral de la biomasa de rizomas se debe a la brotación de las yemas y al posterior crecimiento de los vástagos aéreos, proceso que se realiza a expensas de hidratos de carbono y otras sustancias de reserva contenidos en los rizomas (Satorre et al. 1985). Una vez establecidos los vástagos aéreos, comienza la producción de panojas y semillas, que transcurre durante todo el verano, y vuelve a generarse nueva biomasa de rizomas (Ghersa et al. 1985).

Sobre la base de esta información, se elaboró un modelo que relaciona la dinámica de la biomasa de rizomas y la dinámica de la emergencia de vástagos aéreos con la marcha de la temperatura media del aire. Este modelo permite predecir el período de mínima biomasa subterránea de la maleza, el cual resulta crítico para su perpetuación debido a que la mayor parte de los rizomas viejos está muerta y aún no se han generado cantidades importantes de rizomas nuevos (Ghersa et al. 1990). Esto determina que durante esta etapa el sorgo de alepo sea particularmente sensible a los tratamientos de control. Para poder utilizar esta metodología sólo es necesario contar con el registro de las temperaturas medias diarias del aire y calcular las "unidades térmicas acumuladas" (U.T.A.), sumando diariamente la diferencia entre la temperatura media del aire y 15 grados centígrados. Aproximadamente, la mínima biomasa de rizomas se observa a las 300 U.T.A. (Satorre et al. 1985).

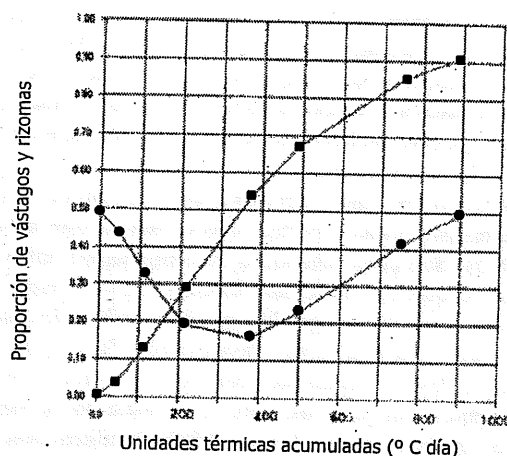


Figura 2. Simulación de la relación entre la emergencia de vástagos de rizomas (■) y la biomasa de rizomas (●) con la acumulación de unidades térmicas (ver texto por detalles). La escala del eje "y" expresa las proporciones de los máximos valores esperados (tomado de Satorre y Benech Arnold 1992).

El control de la maleza mediante la utilización de este modelo posibilita significativos ahorros de herbicida respecto de los métodos tradicionales y, por consiguiente, mejora el resultado económico y minimiza el deterioro ambiental.

Reproducción por semillas: la dinámica de la población de semillas de sorgo de alepo presenta cambios cíclicos a lo largo del año que resultan del balance entre los aportes y las pérdidas. La cantidad de semillas presente en el suelo en un determinado momento depende de la producción de semillas del año anterior y de los ritmos de depredación, muerte y germinación, los cuales son muy sensibles a la ubicación de las semillas dentro del perfil. Los flujos de germinación y muerte de semillas son poco significativos (Ghersa et al. 1987, Van Esso et al. 1987), miéntras que los depredadores granívoros cumplen un importante papel, ya que consumen el 82% de las semillas del estrato superficial (Van Esso y Ghersa 1989). La ubicación de las semillas a mayores profundidades en el perfil del suelo las protege de la depredación pero afecta su germinación y el establecimiento de plántulas (Ghersa et al. 1992).

La amplitud de las variaciones diurnas de temperatura es sensiblemente diferente en las distintas profundidas de la capa arable y es, a su vez, afectada por la densidad del canopeo. Las variaciones diurnas en la temperatura son más amplias en los estratos superficiales del suelo y en condiciones de baja cobertura vegetal que a mayores profundidades y en condiciones de alta cobertura. La presencia en las semillas de un mecanismo que detecta la alternancia de temperatura, es un factor estratégico de gran importancia para la supervivencia de las semillas, ya que la alternancia constituiría una señal acerca del grado de competencia que experimentarían las futuras plántulas y de la profundidad a la que se encuentra la semilla. El sorgo de alepo posee tal mecanismo ya que se ha observado que la alternancia de temperaturas determina la ruptura de la dormición y la tasa de germinación de las semillas (Benech Arnold et al. 1990a).

Sobre la base de estos conocimientos se elaboró un modelo que predice el porcentaje de plántulas de sorgo de alepo que se producirá a partir de una determinada población de semillas con estado fisiológico conocido. A través de este modelo es posible determinar en cualquier momento del año qué proporción de semillas del banco se halla en la etapa de germinación, lo cual permite decidir con mayor exactitud el momento correcto para la aplicación de algún método de control (Benech Arnold et al. 1990b).

Conclusiones

El profesional agrónomo se encuentra frecuentemente ante la necesidad de manejar un agroecosistema que, como todo sistema, posee componentes que se interrelacionan. La teoría ecológica le brinda herramientas conceptuales para la comprensión de la organización general de cualquier ecosistema (análisis jerárquico, flujo de energía, circulación de nutrientes, composición y estabilidad de las comunidades vegetales, interacciones entre especies, estructura genética y demográfica de las poblaciones, adaptaciones ecofisiológicas). La experimentación ecológica *ad-hoc*, realizada sobre agroecosistemas particulares o sobre algunos de sus componentes resulta en muchos casos en desarrollos tecnológicos de utilización directa (manejo de la composición florística de un pastizal, control de una determinada maleza). Un agrónomo con un sólido entrenamiento en ecología será capaz de utilizar en forma apropiada ambos tipos de herramientas.

Agradecimientos. Agradecemos a los docentes de la Cátedra de Ecología, Facultad de Agronomía, UBA, quienes, sin contar con un texto preparado para la discusión en clase, desde hace años desarrollan la primera clase del curso de Ecología con una estructura similar a la de este trabajo. Preparado con apoyo de subsidios CONICET, UBA y Fundación Antorchas.

Bibliografía

Allen, T.F.H. y T.B. Starr. 1982. Hierarchy. Perspectives for ecological complexity. Univ. Chicago Press, Chicago.

Benech Arnold, R.L., C.M. Ghersa, R.A. Sánchez y P. Insausti. 1990a. Temperature effects on dormancy and germination rate in *Sorghum halepense* (L.) Pers. seeds: a quantitative analysis. Weed research 30:81-89.

Benech Arnold R.L., C.M. Ghersa, R.A. Sánchez y P. Insausti. 1990b. A mathematical model to predict Sorghum halepense (L.) Pers. seedling emergence in relation to soil temperature. Weed research 30:91-99.

Brown, L.R. 1985. Reducing hunger. En Stark, L., (Ed.) State of the world 1985. Worldwatch Institute. New York: WW. Norton and Company. 23-41 pp.

Coleman, D.C. y P.F. Hendrix. 1988. Agroecosystems processes. En Concepts of Ecosystem Ecology. L.R. Pomeroy and J.J. Alberts (Eds.). Springer-Verlag. New York, 149-375 pp.

Coughenour, M.B. 1984. Modelling primary production of perennial graminoids-uniting physiological processes and morphometric traits. Ecological Modelling 23:101-134.

Crawley, M.J. 1987. What makes a community invasible?. En A.J. Gray, M.J. Crawley y P.J. Edwards (Eds.): Colonization, succession and stability. Oxford. Blackwell Scientific Publications, 429-453 pp.

Darwin, C. 1872. The origin of Species, 6th London edn. Thompson and Thomas (Eds.). Chicago.

Elliot, E.T. y C. Vernon Cole. 1989. A perspective on agroecosystem science. Ecology. 70:1597-1602.

Fernández, O.A. 1979. Las malezas y su evolución. Ciencia e Investigación 35:49-60.

Ghersa, C.M., E.H. Satorre, M.L. Van Esso. 1985. Seasonal patterns of Johnson grass seed production in different agricultural systems. Israel Journal of Botany 34:24-31.

Ghersa, C.M., B.A. De Eilberg y A. Soriano. 1987. Dinámica de la población de semillas de *Sorghum halepense* (L.) Pers. en un suelo arable. II. Efecto de las labores y de la manipulación del canopeo. Rev. Fac. Agr. UBA 8:11-19.

Ghersa, C.M., E.H. Satorre, M.L. Van Esso, A. Pataro y R. Elizagaray. 1990. The use of thermal calendar models to improve the efficiency of herbicide applications in *Sorghum halepense* (L.) Pers. Weed research 30:153-160.

Ghersa, C.M., R.L. Benech Arnold y M.A. Martinez-Ghersa. 1992. The role of fluctuating temperatures in germination and establishment of *Sorghum halepense*. II: Regulation of germination at increasing depths. Functional Ecology 6:460-468.

Hall, A.J., C.M. Rebella, C.M. Ghersa y J.P. Culot. 1989. Field-crops systems of the Pampas. En C.J. Pearson (Ed.). Field Crops Ecosystems. [Un volumen de la serie Ecosystems of the World publicada por Elsevier (Editor en jefe: D.W. Goodall)], 413-450 pp.

Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London 892 pp.

Lauenroth, W.K., H.W. Hunt, D.M. Swift y J.S. Singh. 1986. Estimating aboveground net primary production in grasslands: a simulation approach. Ecological Modelling 33:297-314.

León, R.J.C. y A. Suero. 1962. Las comunidades de malezas en los maizales y su valor indicador. Revista Argentina de Agronomía 29:23-28.

León, R.J.C. y D.L. Anderson. 1983. El límite occidental del pastizal pampeano. Tuexenia 3:67-83

León, R.J.C. y M.R. Aguiar. 1985. El deterioro por uso pasturil en estepas herbáceas patagónicas. Phytocoenologia 13:181-196.

Livingston, B.E. 1909. Present problems of physiological plant ecology. Amer. Naturalist 43:369-378.

McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. The American Naturalist 113:691-703.

McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. Oikos 40:329-336.
McNaughton, S.J. y L.L. Wolf. 1984. Ecología General, Ediciones Omega, Barcelona.
McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. The American Naturalist 124:863-886.
Moore, B. 1920. The ecological society and its opportunity. Science 51:66-68.
Navas, M.L. 1991. Using plant population biology in weed research: a strategy to improve weed management. Weed Research 31:171-179.
Newsome, A.E. y I.R. Noble. 1986. Ecological and physiological characters of invading species. En R.H. Groves and J.J. Burdon (Eds.): Ecology of biological invasions: an Australian perspective. Canberra. Australian Academy of Science, 1-20 pp.
Odum, E.P. 1971. Principles and concepts pertaining to energy in ecological systems. Fundamentals of Ecology. (Ed.) Saunders.
Oesterheld, M. y O.E. Sala. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. Journal of Vegetation Science. 1:353-358.
Parsons, A.J., I.R. Johnson y A. Harvey. 1988. Use of a model to optimize the interaction between frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. Grass and Forage Science 43:49-59.
Pimentel, D. 1991. Enviromental and economic effect of reducing pesticide use. Bioscience 41:402-409.
Roy, J. 1990. In search of the characteristics of plant invaders. En F. Di Castri, A.J. Hansen y M. Debussche (Eds.). Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Academic Publishers. Netherlands, 335-352 pp.
Sala, O.E., M. Oesterheld, R.J.C. León y A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. Vegetatio 67:27-32.
Sala, O.E. 1988. The effect of herbivory on vegetation structure. En Plant form and vegetation structure, 317-330 pp.
Satorre, E.H., C.M. Ghersa y A.M Pataro. 1985. Prediction of Sorghum halepense (L.) Pers., rhizome sprout emergence in relation to air temperature. Weed Research 25:103-109.
Satorre, E.H. y R.L. Benech Arnold. 1992. El enfoque poblacional de las malezas como base para el diseño de estrategias para su manejo y control. Proceder Agrotecnológico 1:8-19.
Soriano, A. 1965. Las malezas y su comportamiento ecológico. Ciencia e Investigación 21:259-263.
Spalding, V.M. 1903. The rise and progress of ecology. Science 17:201-209.
Van Esso, M.L., A. Bustos y C.M. Ghersa. 1987. Demografía de semillas de *Sorghum halepense* (L.) Pers. en un suelo cultivado para maíz. Rev. Fac. Agr. UBA 8:29-37.
Van Esso, M.L. y C.M. Ghersa. 1989. Dynamics of *Sorghum halepense* seeds in the soil of an uncultivaded field. Canadian Journal of Botany 67:940-944.

Recibido: 10/2/93
Aceptado: 12/7/93

Apéndice. Los niveles de organización

Individuo: es la unidad funcional esencial en ecología. Los individuos interactúan entre sí y con el ambiente.
Población: es un grupo de individuos genéticamente parecidos que conviven en el tiempo y en el espacio y que intercambian material genético.
Gremio: es un grupo de poblaciones que explotan la misma clase de recursos y de una forma parecida. Constituye una agrupación funcional de las poblaciones según sus necesidades y la forma de satisfacerlas.
Comunidad: es un grupo de poblaciones que coexisten en el tiempo y en el espacio. La extensión de una comunidad depende de la escala de observación.
Ecosistema: es el conjunto de comunidades y factores físicos de un área determinada.

CAPÍTULO 2
AMBIENTE y NICHO ECOLÓGICO

FACTORES AMBIENTALES. Reguladores y recursos

Al hablar de ambiente generalmente se distingue entre factores físicos y biológicos. Los factores físicos o **abióticos** son factores no biológicos como el agua o la temperatura. Los factores biológicos o **bióticos** de un determinado organismo son los otros organismos que ejercen una influencia sobre él, como los depredadores. También es importante distinguir entre factores ambientales que actúan como **recursos** y como **reguladores**. Los **recursos** son factores ambientales utilizados directamente por los organismos, por ejemplo el oxígeno utilizado en la respiración o las proteínas consumidas por los animales. Los **reguladores** son factores que inciden en la naturaleza y velocidad de la utilización de los recursos. Un ejemplo es la temperatura, controladora de la velocidad o actividad de las reacciones químicas, pero que, evidentemente, no se consume en las reacciones. Otros ejemplos son, la humedad relativa, el pH, la salinidad, la velocidad de la corriente, y la concentración de contaminantes. Un regulador puede ser modificado por la presencia de otros organismos: el pH del suelo puede ser alterado por la presencia de plantas; la temperatura y la humedad pueden cambiar bajo el dosel de un bosque. Sin embargo, a diferencia de los **recursos**, los **reguladores** no son consumidos o agotados por un organismo, ni tampoco pueden resultar menos asequibles o inasequibles para un organismo a causa de la presencia de otro.

Según Tilman (1982), **todas las cosas consumidas por un organismo** son recursos para éste. "Al igual que el nitrato, el fósforo y la luz pueden ser recursos para una planta, el néctar, el polen y un agujero en un tronco pueden serlo para una abeja, y las bellotas, las nueces y otras semillas, así como un agujero mayor en un tronco lo serán para una ardilla." Pero incluso esta definición general de Tilman plantea más preguntas. Por ejemplo, ¿qué significa aquí "consumido"? No puede significar simplemente **comido** ni tampoco **incorporado a la biomasa** ya que las abejas y las ardillas no comen los agujeros ni los incorporan a la biomasa. Sin embargo, un agujero que ha sido ocupado ya no está disponible para otra abeja u otra ardilla, del mismo modo que la parte consumida de nitrógeno, de néctar o de bellotas no se halla ya disponible para otros consumidores. Análogamente, las hembras que ya se han apareado pueden no estar disponibles para otras parejas. Todas estas cosas han sido consumidas en el sentido de que ha disminuido una reserva. Por lo tanto, se trata de recursos y

Consumo

no de reguladores, ya que representan **cantidades** que pueden ser reducidas a causa de la actividad del organismo.

La diferenciación entre factores bióticos y abióticos por una parte, y la de recursos y reguladores, por otra, no tiene que ser exclusiva. El oxígeno es un factor físico que sirve de recurso a los organismos aeróbicos.

Un concepto básico en ecología es el del **ambiente multifactorial**, formado por numerosos factores externos que en conjunto actúan sobre los organismos. Los factores ambientales interactúan entre sí, y el efecto de uno de ellos depende a menudo de los demás. Aunque podemos aislar un factor determinado, no hay que olvidar que los organismos responden a todo un conjunto de factores que actúan simultáneamente.

Respuesta de los organismos al ambiente

Idealmente, para una determinada especie se podría definir el nivel óptimo de un factor, al cual se desarrolla mejor y valores superiores o inferiores por encima y por debajo de los cuales muestra un descenso de su actividad biológica (Fig. 1). El problema se plantea al intentar precisar el significado de "se desarrolla mejor". Podría considerarse la capacidad de dejar descendencia (aptitud), pero esto suele ser extremadamente difícil de determinar en la práctica. En lugar de ello debemos medir variables relacionadas con la aptitud, como la tasa de crecimiento, la reproducción o la supervivencia.

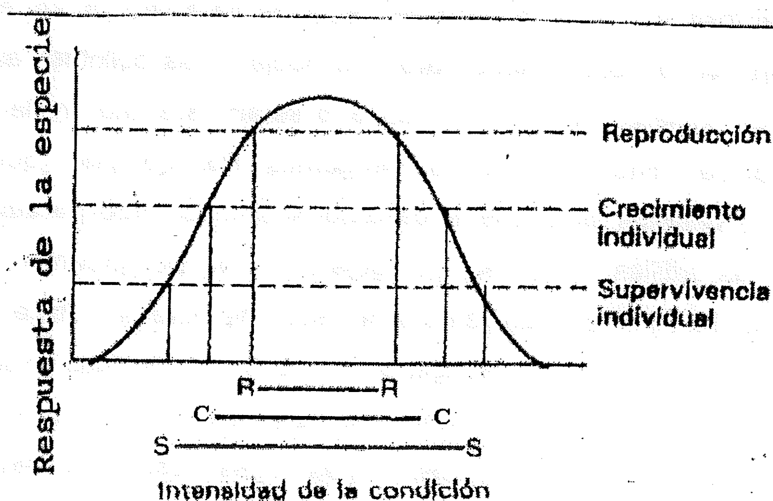


Figura 1. Representación gráfica generalizada del modo en que el crecimiento de una especie está relacionado con la intensidad de una condición ambiental. La estrecha franja por encima de la cual se puede producir la reproducción (R-R) suele determinar dónde es posible la existencia continuada de la especie (aunque algunas plantas pueden persistir, de modo aparentemente indefinido, tan sólo con crecimiento vegetativo) (Begon et al. 1988).

Sin embargo, el efecto de una serie de condiciones sobre estas propiedades no será a menudo el mismo; por ejemplo, los organismos suelen sobrevivir a una gama más amplia de condiciones que las que les permiten crecer o reproducirse (Fig. 1). Además, la forma exacta de la curva de respuesta a una condición ambiental -simétrica o sesgada, ancha o estrecha- variará según la condición de que se trate y según la especie, y dependerá de cuál de las respuestas del organismo hemos decidido medir.

Los cuatro tipos básicos de respuesta de los organismos a los factores ambientales son: de saturación, óptima, sigmoidea y umbral. Cada uno de ellos puede distinguirse por un tipo de curva. Estos cuatro tipos de curvas son las **curvas de respuesta-intensidad**, en las cuales se cuantifica el efecto de las variables ambientales sobre el organismo. La **respuesta lineal** es un caso particular de las anteriores: en todas las curvas de respuesta-intensidad se observa una respuesta lineal en algún intervalo del factor.

Respuesta de saturación

La **respuesta de saturación** es una forma común de responder un organismo con cantidades crecientes de un recurso esencial, por lo cual la actividad fisiológica aumenta hasta alcanzar la asíntota. Al alcanzarse este punto, una mayor cantidad ya no provoca una respuesta distinta (Fig. 2).

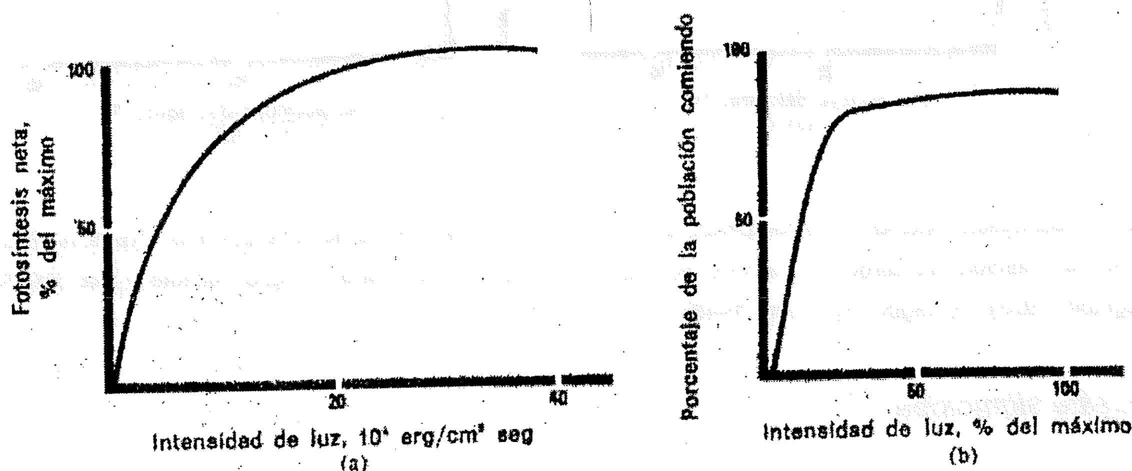


Figura 2. Respuestas de saturación a la intensidad de luz: (a) fotosíntesis de la hoja de la espadaña (*Typha latifolia*), (b) alimentación en una población de arenques (*Cuplea harengus*). [(a) Según McNaughton et al. (1974); (b) según Blaxter (1966)].

Como ejemplos, podemos considerar los efectos de la intensidad de luz en la fisiología de la fotosíntesis o en la alimentación de los animales. En ambos casos, el aumento de la luz hace estimular el proceso hasta que se alcanza un límite por encima del cual ya no tiene efecto ningún incremento de la luz. Esta intensidad de luz se denomina **intensidad de saturación.** Para las plantas la luz representa un recurso que se invierte en las reacciones de la fotosíntesis. Para los animales, la luz sirve de regulador, controlando la proporción de individuos activos.

Respuesta óptima

En la **respuesta óptima** pequeños incrementos en la cantidad del factor ambiental tienen un efecto positivo sobre el organismo, pero a partir de un punto, los incrementos sucesivos pueden tener un efecto negativo (Fig. 3). Cuando Blackman (1905) formuló la ley de los factores limitantes, combinando la ley de Liebig sobre el mínimo con sus propias observaciones sobre los límites superiores, tenía en mente la respuesta óptima.

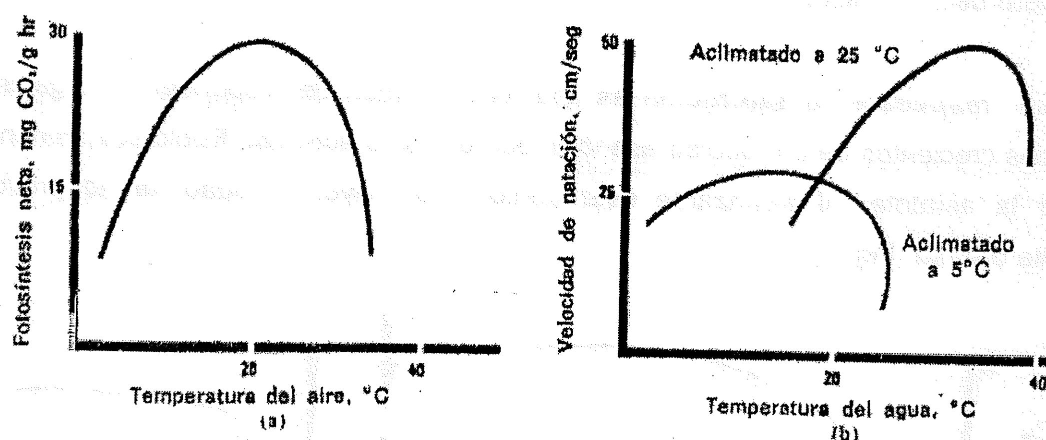


Figura 3: Respuestas óptimas a la temperatura: (a) fotosíntesis de la hoja de la espadaña (*Typha latifolia*), (b) velocidad de natación del carpin (*Carassius auratus*) previamente aclimatado al agua caliente y fría. [(a) Según McNaughton (1973); (b) según Fry y Hart (1948)].

Respuesta sigmoidea

En la **respuesta sigmoidea** (Fig. 4), el organismo es poco sensible a aumentos en el factor ambiental cuando éste se encuentre en valores bajos, es muy sensible en rangos intermedios y vuelve a ser poco sensible en rangos altos. Estas curvas son muy frecuentes en

ecología. Por ejemplo representan bien la relación entre el número de presas consumidas por un depredador y la densidad de presas en el ambiente, cuando existen presas alternativas (Fig. 4).

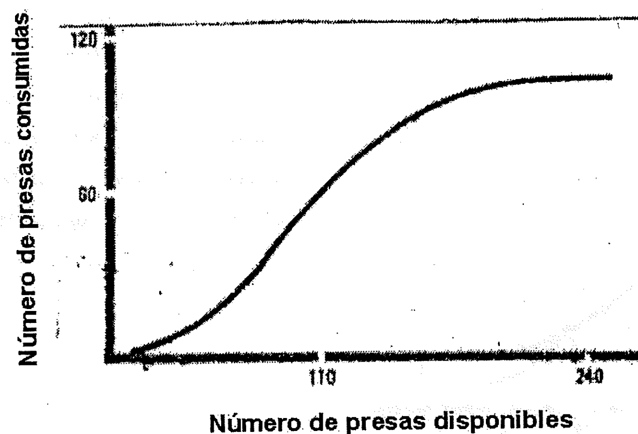


Fig. 4: Respuesta sigmoidea de un depredador al número de una presa disponible cuando puede elegir entre esta presa y otra fuente de alimento.

Respuesta umbral

La respuesta umbral se observa cuando, en un pequeño rango de variación de un factor ambiental, el proceso estudiado cambia bruscamente. Es decir que la curva de respuesta-intensidad presenta una pendiente muy pronunciada en un intervalo del factor ambiental. Tales umbrales actúan como interruptores de un mecanismo, disparando al organismo bruscamente de una situación a otra. Puede también pensarse que es una respuesta del "todo o nada" del organismo a la variable ambiental.

Los procesos cuyas temperaturas óptimas son cercanas a las temperaturas letales para los organismos presentan respuesta umbral a la temperatura. Por ejemplo el bacalao vive en aguas más frías que la caballa, y los dos peces se diferencian genéticamente en los efectos de la temperatura sobre el tiempo de eclosión de los huevos (Kinne 1963). Los huevos de la caballa eclosionan con relativa rapidez a temperaturas entres los 10° y 21°C.; los huevos del bacalao pueden desarrollarse a temperaturas de hasta -1°C, pero no se desarrollan por encima

de los 14°C. En ambas especies la tasa máxima de desarrollo se sitúa 2° por debajo de la temperatura letal (Fig. 5).

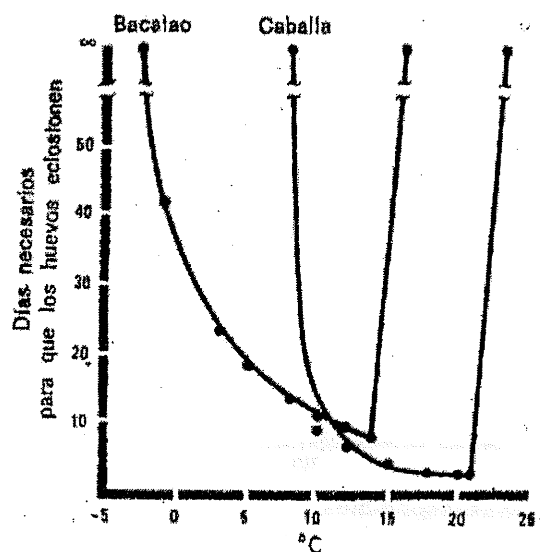


Figura 5: Relación entre la temperatura del agua y el tiempo de eclosión de dos especies de peces. El bacalao (*Gadus morhua*) es un pez de agua frías, y la caballa (*Scomber scombrus*) es un pez de aguas cálidas. [Datos de Kinne (1963)].

Aunque estos ejemplos de respuesta se refieren a factores ambientales que activan los procesos ecológicos, tengamos presente también que las respuestas a factores inhibidores son similares en su forma. Los pesticidas, venenos, contaminantes y otros factores nocivos tienen efectos parecidos inhibiendo en lugar de activar los procesos ecológicos. Hasta hace poco, este hecho común no era admitido en muchos estudios sobre la calidad del ambiente. Muchos trabajos sobre problemas de contaminación suponen que si una cierta cantidad de contaminante tiene un efecto determinado, este efecto aumentará en un 5% si el contaminante aumenta en un 5%, o en un 50% si la polución aumenta en un 50%. Hemos visto, en cambio, que las respuestas de los organismos a los factores ambientales son, en realidad, mucho más complicadas. Por ejemplo, la variación de 2°C en la temperatura del agua por una contaminación térmica, conduciendo la temperatura hasta los 15°C, puede convertir una zona pesquera de bacalao en otra de caballa.

Aclimatación

El efecto de un factor ambiental sobre un organismo depende de la información genética del organismo, la historia anterior del ambiente y el estado fisiológico dependiente de la edad. Por ejemplo, la velocidad de natación de un carpín a una temperatura, depende de la temperatura a la que el pez se ha visto expuesto (Fig. 3). Los carpines mantenidos a bajas temperaturas antes del experimento tienen temperaturas óptimas de natación inferiores a los

mantenidos anteriormente a temperaturas superiores.

Una respuesta ecológica condicionada por el ambiente pasado se denomina **aclimatación**. La aclimatación es un proceso importante en la vida de los organismos y gracias a ella éstos se ajustan a las fluctuaciones ambientales mediante modificaciones de su fisiología o morfología, en general poco duraderas y reversibles, que actúan hacia una mejor acomodación a las condiciones ambientales. Los peces que viven en un lago se aclimatan a las temperaturas estacionales del agua a medida que se produce el ciclo térmico.

NICHO ECOLÓGICO: rango de condiciones en los que una especie puede ...

La definición actual de nicho ecológico, aceptada de modo general (Hutchinson, 1957), queda ilustrada con mayor claridad mediante un ejemplo: Los organismos de cualquier especie sólo pueden sobrevivir, crecer, reproducirse y mantener una población viable dentro de ciertos límites de temperatura. Esta gama de temperaturas es el nicho ecológico de la especie en una dimensión, es decir, la dimensión "temperatura" (Fig. 6a). La Fig. 7a muestra ejemplos de las temperaturas óptimas de diversas especies vegetales.

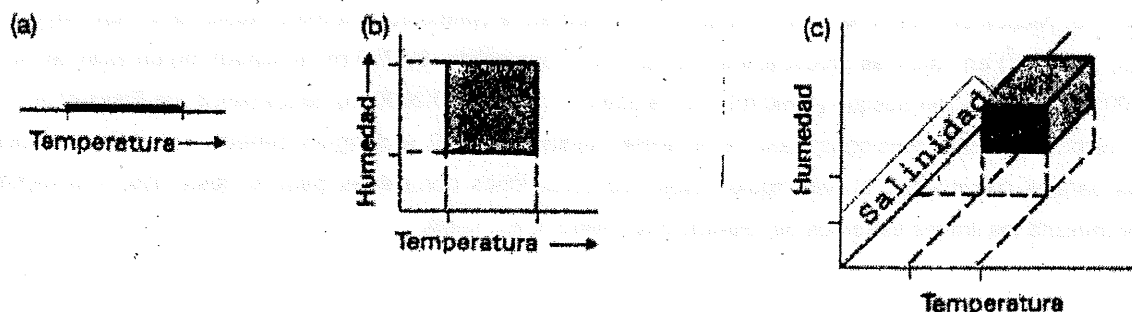


Figura 6: Nichos ecológicos. (a) Con una dimensión (temperatura); (b) con dos dimensiones (temperatura y humedad); (c) con tres dimensiones (temperatura, humedad y, por ejemplo, salinidad del suelo).

Evidentemente, un organismo no se halla afectado por la temperatura de modo aislado, ni tampoco por cualquier otra condición por sí sola. Así, los organismos de la especie en cuestión sólo sobrevivirán y se reproducirán dentro de ciertos límites de humedad relativa. Considerando conjuntamente la temperatura y la humedad, el nicho pasa a ser bidimensional, y puede ser imaginado como un **área** (Fig.6b). La Fig.7b muestra un ejemplo real: las

condiciones óptimas para la drosófila mediterránea se hallan entre los 16 y los 32°C, y entre 75 y 85% de humedad relativa. Las poblaciones pueden alcanzar proporciones de plaga para la agricultura si dichas condiciones persisten, como ocurre a menudo, por ejemplo en los alrededores de Tel Aviv, Israel (Begon et al, 1988).

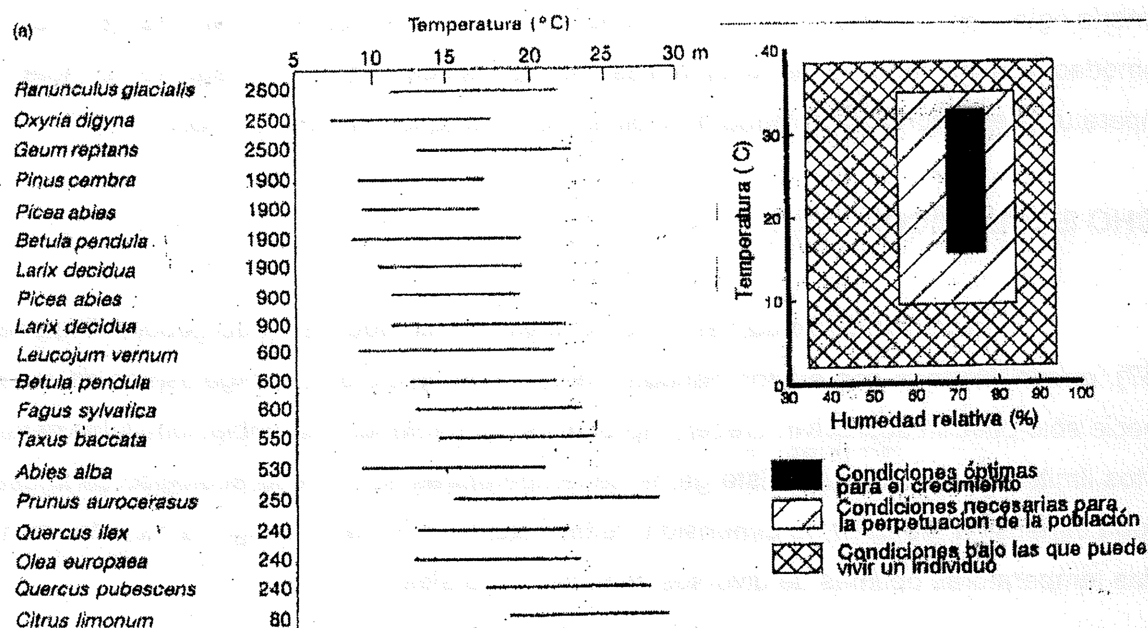


Figura 7. (a) Nichos de una dimensión: límites de la temperatura óptima para la fotosíntesis neta (con intensidad de luz baja, 70 W m^{-2}) en especies procedentes del llano templado cálido (80-250 m de altitud), de un valle de montaña (530-900 m), del límite del bosque (1900 m) y de la alta montaña (2500-2600 m) de los Alpes (de Pisek et al., 1973). (b) Un nicho en dos dimensiones para la drosófila mediterránea. El rectángulo central incluye las condiciones óptimas para el crecimiento, el rectángulo medio las condiciones apropiadas para el desarrollo, y el rectángulo exterior muestra los límites extremos de tolerancia (de Allee et al., 1949).

Si se toman en consideración más condiciones (tal como debería hacerse) el siguiente paso será una descripción en **tres** dimensiones del nicho, un **volumen** (Fig. 6c); pero resulta imposible visualizar la incorporación de más de tres dimensiones. De todos modos, el proceso puede ser continuado de modo abstracto y, por analogía, considerar que el verdadero nicho ecológico de una especie puede ser imaginado como un **hipervolumen de *n* dimensiones**. Dentro del hipervolumen la especie puede mantener una población viable.

En esencia, este es el concepto de nicho desarrollado por Hutchinson (1957), salvo que él propuso además una dimensión del nicho no sólo para cada regulador importante, sino también para cada uno de los recursos que necesita el organismo, por ejemplo radiación solar,

agua, nutrientes minerales para las plantas; alimento, lugares de anidamiento para los animales.

Nicho fundamental y nicho efectivo

Si una localidad está caracterizada por condiciones ambientales con límites aceptables para una determinada especie, dicha especie podrá, potencialmente, existir y persistir en ella, siempre que se cumplan otras dos condiciones. En primer lugar, ha de ser capaz de llegar hasta la localidad en cuestión. Esto a su vez depende de la capacidad de dispersión de la especie y de la distancia a que se halla la localidad. En segundo lugar, la acción de individuos de otras especies que compiten con ella o que son depredadoras, no debe impedir su presencia. Una especie tiene típicamente un nicho ecológico más amplio en ausencia de competidores y depredadores. En otras palabras, existen ciertas combinaciones de reguladores y recursos que **pueden** permitir que una especie mantenga una población viable, sólo si no se ve adversamente afectada por otras poblaciones. Esto condujo a Hutchinson a distinguir entre el nicho **fundamental** y el nicho **efectivo**. El primero describe las potencialidades generales de una especie; el segundo describe el espectro más limitado de condiciones y recursos que permite a una especie el mantenimiento de una población viable incluso en presencia de competidores y depredadores.

La competencia interespecífica reduce la contribución a futuras generaciones y como resultado de la competencia la contribución en ciertas partes del nicho fundamental puede reducirse a cero. Esas partes del nicho fundamental están ausentes del nicho efectivo de la población.

Nicho ecológico y hábitat

Es importante comprender que un nicho no es algo que se pueda ver. Ni tampoco es necesario realizar mediciones en cada una de las dimensiones del nicho para que éste sea una idea útil. Se trata de un concepto abstracto que agrupa, en un solo término descriptivo, todas las necesidades de un organismo, es decir, todas las condiciones ambientales que son necesarias para que un organismo mantenga una población viable. Por consiguiente, el nicho ecológico es una característica de un organismo o, por extensión, una característica de una especie. En cambio, los hábitats son lugares reales cuyas condiciones ambientales pueden ser

apropiadas para numerosos nichos. En un hábitat boscoso, por ejemplo, se pueden satisfacer los nichos de pájaros carpinteros, cohiues, arañas e innumerables especies más. Los nichos de las especies que viven en un hábitat cualquiera suelen ser diferentes, a veces de modo muy acentuado.

El nicho ecológico se define desde el punto de vista de la población. El hábitat, en cambio, es una descripción objetiva (en n-dimensiones si fuera necesario) del ambiente en sí mismo. Por lo tanto aunque nicho y hábitat se definan ambos en términos de parámetros ambientales, el nicho caracteriza a la especie y el hábitat caracteriza al ambiente, en el que pueden vivir muchas especies.

Utilización diferencial de recursos

Especies que viven exactamente en el mismo hábitat pueden utilizar recursos diferentes y tener por lo tanto nichos diferentes. Puesto que la mayoría de los recursos para los animales son los individuos de otras especies, o parte de estos individuos (de los cuales existen literalmente millones de tipos), en principio no resulta difícil imaginar la forma en que los animales competidores pueden repartirse los recursos. En cambio, las plantas tienen todas ellas unas necesidades muy similares de unos mismos recursos potencialmente limitados y existe aparentemente mucho menos margen para la división de los recursos. Pero el nitrógeno constituye una excepción que merece la pena mencionar. Todas las plantas terrestres utilizan el nitrógeno del suelo, pero un cierto número de especies, sobre todo leguminosas, son capaces también de utilizar el nitrógeno libre del aire gracias a su asociación mutualista con bacterias fijadoras del nitrógeno. Además, unas pocas plantas insectívoras pueden obtener nitrógeno directamente de sus presas. Esto sugiere inmediatamente que las especies vegetales competidoras pueden coexistir gracias a la utilización diferencial del recurso de "nitrógeno total".

En muchos casos, los recursos utilizados por especies ecológicamente similares están separados en el espacio. La utilización diferencial de los recursos se pondrá entonces de manifiesto en una diferenciación de microhábitats entre las especies, o incluso en una diferencia en la distribución geográfica. Pero la disponibilidad de los diferentes recursos puede estar separada en el tiempo, es decir, que los diferentes recursos pueden estar disponibles en diferentes momentos del día o en diferentes estaciones del año. La utilización diferencial de los

recursos se puede manifestar entonces como una separación temporal entre las especies.

Distribución de los organismos y abundancia

Entre los objetivos que se plantea la ecología se encuentra el conocer los factores que limitan la distribución de los organismos y sus abundancias. Es decir, qué factores determinan dónde se encuentran los organismos y cuáles determinan el número de individuos de una determinada especie (Andrewartha y Birch, 1954; Krebs, 1972).

El límite superior del bosque en las altas cumbres montañosas o "timberline" es un ejemplo de las restricciones impuestas por los factores ambientales a la distribución de los organismos. Al aumentar la altitud disminuye la temperatura, aumentan las precipitaciones y la velocidad del viento; disminuye la humedad disponible en el suelo a consecuencia de las temperaturas congelantes que rigen en gran parte del año y se acorta la estación de crecimiento. Combinaciones particulares de algunos de estos factores determinan la altitud máxima del bosque en distintos ambientes.

Daubenmire (1954) observó en América del Norte que el límite superior del bosque coincide aproximadamente con las isotermas de 10°C para el mes más cálido (Fig. 8), y que la velocidad del viento y la profundidad de la nieve alteran localmente el límite arbóreo. Por encima de la latitud de 30° norte encontró que por cada grado de latitud el límite arbóreo disminuye aproximadamente 110 m. En los bosques andino-patagónicos la relación es semejante (Fig.9).

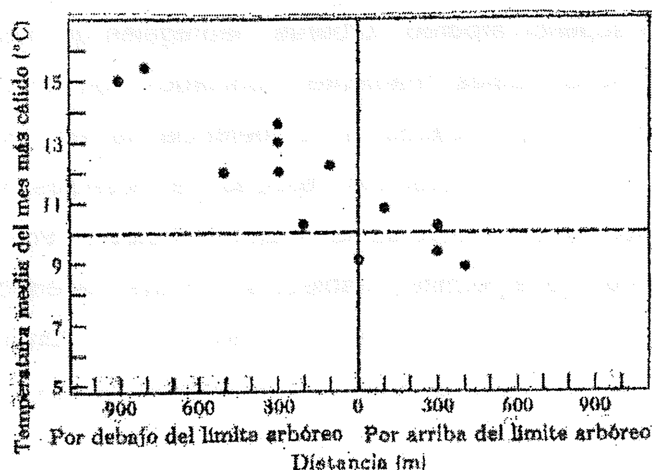


Figura 8: Temperatura media del mes más calido en estaciones meteorológicas estadounidenses cercanas al límite de la vegetación arbórea. (Según Daubenmire, 1954)

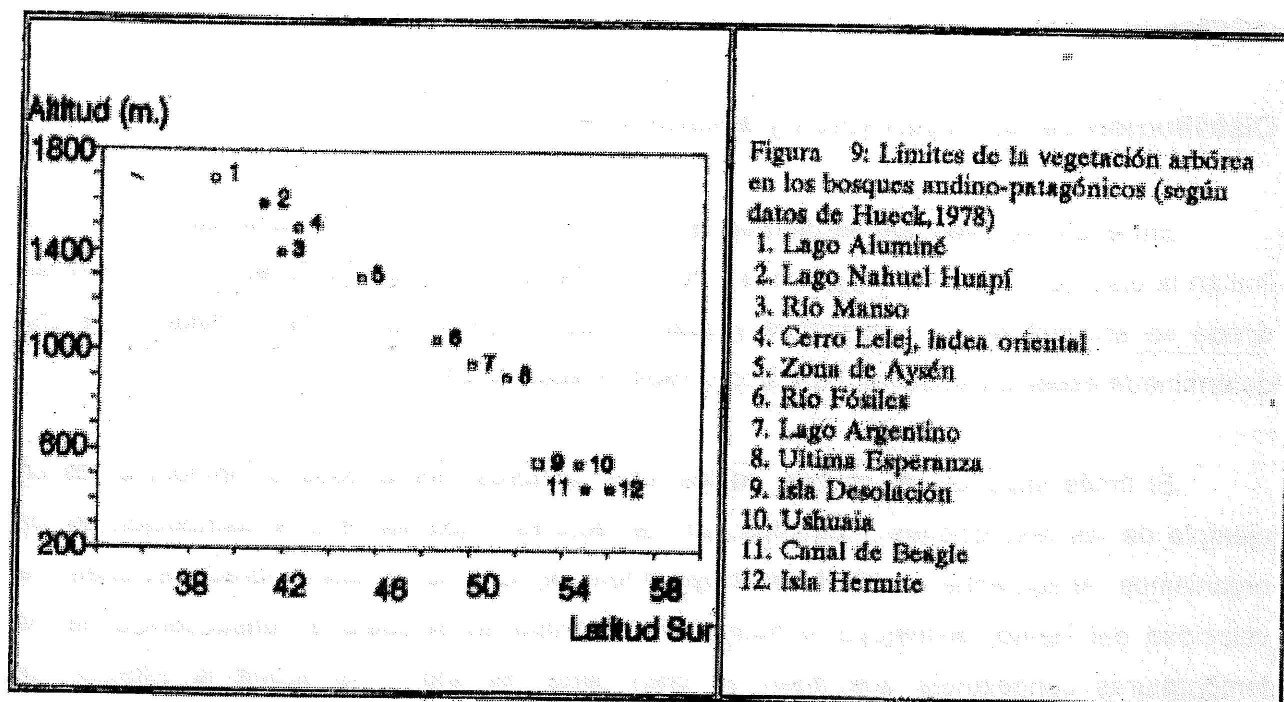
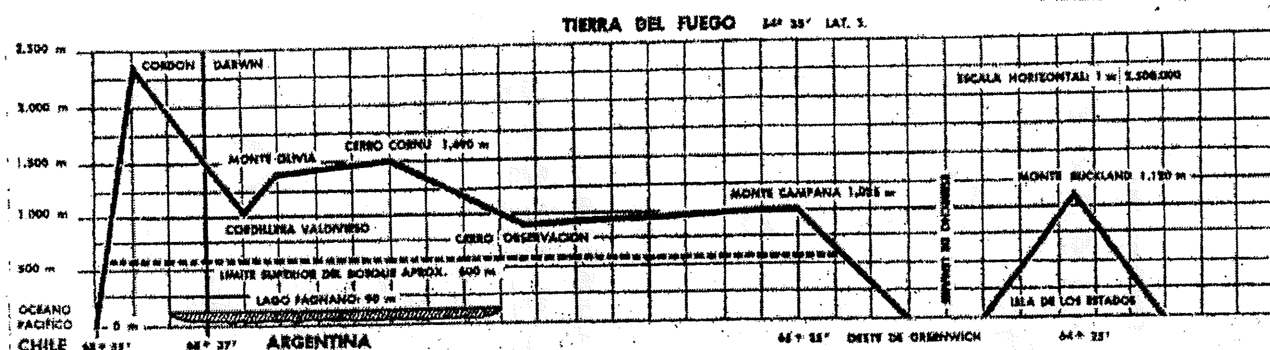


Figura 9: Límites de la vegetación arbórea en los bosques andino-patagónicos (según datos de Hueck,1978)
1. Lago Aluminé
2. Lago Nahuel Huapí
3. Río Manso
4. Cerro Lelej, ladera oriental
5. Zona de Aysén
6. Río Fósiles
7. Lago Argentino
8. Ultima Esperanza
9. Isla Desolación
10. Ushuaia
11. Canal de Beagle
12. Isla Hermite

En Neuquén el límite superior del bosque alcanza casi 2000 msm, en Río Negro supera los 1500 msm y en Tierra del Fuego no asciende a más de 600 msm (Fig. 10). En la región andino-patagónica vegetan seis especies de *Nothofagus*. El timberline está constituido por bosques de *N. pumilio* (lenga) y ocasionalmente se asocia a ella *N. antarctica* (ñire) aunque sin adquirir su importancia (Dimitri, 1972). Ambas son especies caducifolias y por lo tanto menos sensibles a la presión de la nieve y a los vientos huracanados que el ciprés (*Austrocedrus chilensis*) y el coihue (*Nothofagus dombeyi*) que ocupan áreas de menor altitud.

Los bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) ocupan, en general, sitios bien definidos y de condiciones extremas, además del borde superior arbóreo: turberas, pedregales de cauces secos antiguos, suelos de cenizas volcánicas, suelos finamente granulados con un nivel freático alto (mallines) (Huek, 1978). Sin embargo, cuando la competencia de las demás especies es eliminada por cualquier razón, como por ejemplo después de incendios o en lugares degradados por sobrepastoreo, crece también sobre suelos mejores (Seibert, 1982). El ñire tiene una amplitud ecológica muy grande que le permite establecerse en gran variedad de ambientes pero es una especie heliófila con poca habilidad competitiva, por lo tanto es desplazada hacia ambientes que presentan restricciones para el crecimiento de las otras especies de *Nothofagus* y *Austrocedrus*.



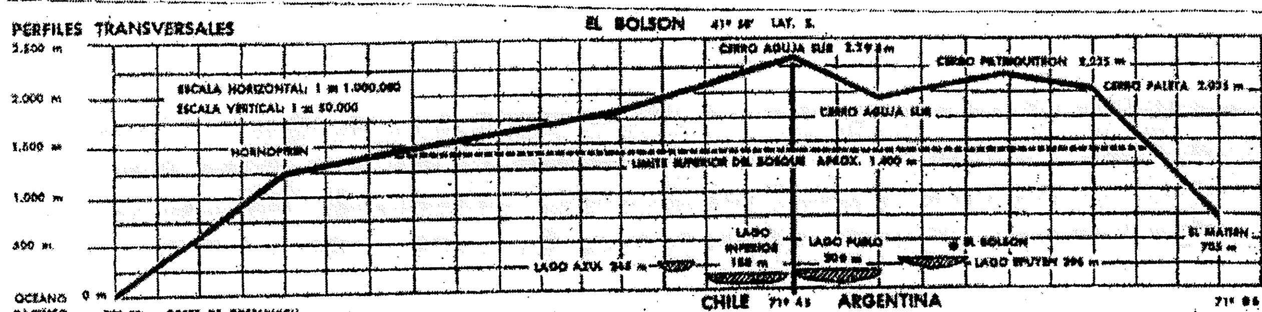


Figura 10: Gráfico comparativo altitudinal donde se relacionan lagos, límite superior del bosque y picos más elevados (Dimitri, 1972).

Hasta aquí se han presentado algunos ejemplos de factores ambientales que limitan la distribución de los organismos. Existen numerosos estudios en los que además se cuantificó el efecto del ambiente sobre la abundancia de las distintas poblaciones. Por ejemplo en una comunidad de pastizal natural de la Pampa Interior (Carlos Casares, Pcia. de Bs.As.) se midió la cobertura de las distintas especies en puntos situados a lo largo de un gradiente topográfico. En la figura 11.a. está representada la respuesta de tres de las especies estudiadas. Para cada población se pueden identificar rangos del factor ambiental que representan condiciones óptimas y subóptimas de crecimiento además de los límites del factor que permiten su supervivencia.

La Figura 11.b. corresponde al mismo estudio y permite comparar una especie con gran amplitud de nicho en relación al factor estudiado (*Deyeuxia viridiflavescens*), con otra de nicho muy restringido (*Hypochoeris radicata*).

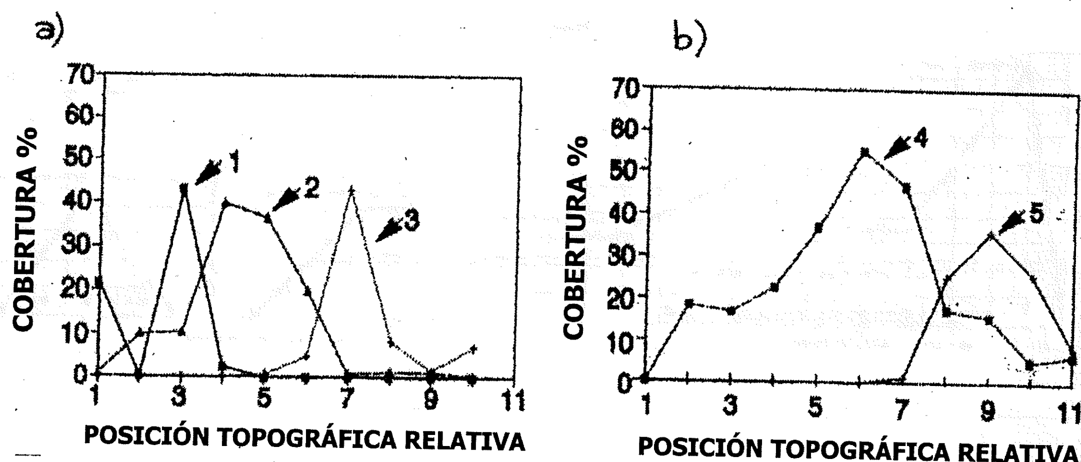


Figura 11: Cobertura relativa de algunas especies de una comunidad de pastizal natural en la Pampa Interior (Carlos Casares, Pcia. de Bs.As.) medida en puntos equidistantes a lo largo de un gradiente topográfico que comienza en el borde de una laguna (posición topográfica relativa 1). Las especies son 1: *Leersia hexandra*, 2: *Aster squamatus*, 3: *Ammi majus*, 4: *Deyeuxia viridiflavescens*, 5: *Hypochoeris radicata*. (Trebino et al, 1996).

Referencias

- Allee, W.C.; Emerson, A.E.; Park, O.; Park, T. and Schmidt, P. (1949). Principles of animal ecology. Saunders, Philadelphia.

- Andrewartha, H.G. and Birch, L.C. (1954). The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.

- Begon, M.; Harper, J.L. y Townsend (1988). Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona.

- Blackman, F.F. (1905). Optima and limiting factors. Ann. Bot., 19: 281-298.

- Blaxter, J.H.S. (1966). The effect of light intensity on the feeding ecology of herring. Brit. Ecol. Soc. Symp., 6: 393-409.

- Clausen, J. (1965). Population studies of alpine and subalpine races of conifers and willows in the California High Sierra Nevada. Evolution, 19: 56-68.

- Daubenmire, R.F. (1954). Alpine timberlines in the Americas and their interpretation. Butler Univ. Bot. Stud. II: 119-136.

- Dimitri, M.J. (1972). La región de los bosques Andino-Patagónicos. Colección Científica del INTA.

- Fry, F.E.J. and Hart, J.S. (1948). Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. J. Fish.

Res. Bd. Canada, 7: 169-175.

- Hueck, K (1978). Los bosques de sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. GTZ.

- Hutchinson, G.E. (1957) . Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, 22:415-427.

- Kinne, O. (1963). The effect of temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 1: 301-304.

- Krebs, C.J. (1972). Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper and Row, New York.

- McNaughton, S.J. (1973). Comparative photosynthesis of Quebec and California ecotypes of Typha latifolia. Ecology, 54: 1260-1270.

- McNaughton, S.J.; Campbell, R.S.; Freyer, R.A.; Mylroie, J.E. and Rodland, K.D. (1974). Photosynthetic properties and root chilling responses of altitudinal ecotypes of Typha latifolia L. Ecology, 55: 168-172.

- McNaughton, S.J. y Wolf, L.L. (1984). Ecología general. Ediciones Omega, Barcelona.

- Pianka, E.R. (1982). Ecología Evolutiva. Ediciones Omega, Barcelona.

- Pisek, A.; Larcher, W.; Vegis, A. and Napp-Zin, K. (1973). The normal temperature range. In: Temperature and Life. Springer Verlag, Berlin.

- Seibert, P. (1982). Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Río Negro, y su aplicación a la planificación del uso de la tierra. Documenta Phytosociologica 2.

- Tilman, D. (1982). Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Trebino, H.J., Chaneton, E.J., León, R.J.C. (1996). Flooding, topography, and successional age as determinants of species diversity in old-field vegetation. Canadian Journal of Botany, 74:582-588.

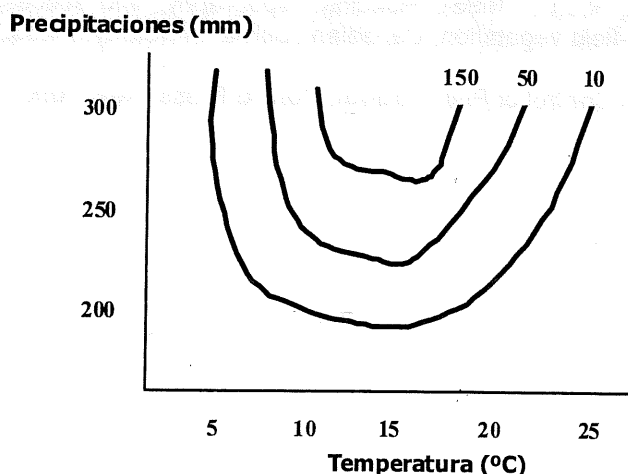
- Went, F.W. (1957). The Experimental Control of Plant Growth. Ronald Press, New York.

PROBLEMAS

1) Cuatro especies de Sphagnum (1; 2; 3 y 4) fueron cultivadas en forma aislada en tres hábitats (A, B y C) y bajo esas condiciones se les midió la tasa de crecimiento (g/dm2.año). Los resultados se encuentran en la tabla. El rayado sobre algunas celdas de la tabla indica el hábitat en el que cada especie se encuentra naturalmente en convivencia con otras especies. Analice el comportamiento de la especie 4 de los distintos ambientes aplicando los conceptos de nicho fundamental y efectivo.

	1	2	3	4
A	1.2	1.4	1.6	1.8
B	3.5	2.5	3.7	2.0
C	5.0	5.2	2.9	3.1

2) En el gráfico se presentan curvas con las isolíneas de producción de semillas por planta de una especie anual en función de las precipitaciones y temperaturas medias de la estación de crecimiento. ¿Qué tipo de respuesta a la temperatura presenta la producción de semillas por planta para 200 mm y para 300 mm de precipitaciones? ¿Qué tipo de respuesta a las precipitaciones presenta para 15 °C? Grafique los tres gráficos y explique su respuesta.



3) ¿Cómo explica que muchas malezas son abundantes en cultivos mal manejados y en cambio son poco abundantes en bordes de alambrados o campos abandonados que no tienen ningún manejo? En su respuesta utilice los conceptos de ambiente multifactorial, ambiente abiótico, ambiente biótico.

CAPÍTULO 3
LA EVOLUCIÓN

Una población está formada por individuos que difieren entre sí en muchos aspectos. Por ejemplo, la población de la polilla del abedul (*Biston betularia*) en Gran Bretaña está compuesta por dos formas claramente diferenciadas. Existe un tipo de color blanco con pequeñas manchas oscuras y un tipo de color oscuro uniforme. La proporción de estas dos formas en la población varía en el espacio y ha variado en el tiempo. En las cercanías de ciertas ciudades, como Liverpool, dominan casi con exclusividad las formas oscuras, mientras que a medida que se toma distancia respecto de la ciudad se pasa gradualmente a una situación en la que dominan las formas claras. Hasta mediados del siglo XIX, la forma oscura era desconocida para los entomólogos, pero a principios del siglo XX se convirtió en la forma dominante en la mayoría de las ciudades. Durante los últimos 50 años, se ha observado una disminución progresiva en la proporción de esta forma. Las dos formas se cruzan libremente entre sí y dan descendencia fértil. Son, por lo tanto, miembros de la misma especie. El color está genéticamente determinado por herencia mendeliana simple, con dominancia de la forma oscura. Cabe hacerse aquí ciertas preguntas:

- ¿Por qué hay dos formas de polillas? En otras palabras, ¿por qué hay **variación** en la población?
- ¿Por qué cambia la proporción de formas en el tiempo y en el espacio?
- ¿Puede observarse en una misma polilla la misma variación que se observa entre individuos?
- ¿Pueden generarse dos especies distintas a partir de las dos formas?

LA VARIACION

Los caracteres morfológicos de un individuo como el color, la abundancia de pelos, el peso, la proporción entre distintos órganos, y los caracteres fisiológicos, como la tasa de fotosíntesis o el metabolismo basal, son su **fenotipo**. El párrafo anterior describía variaciones fenotípicas entre individuos de una misma especie. La variación fenotípica (la diferencia que existe en el fenotipo de los individuos de una población) puede tener tres componentes (Fig. 1). Primero, puede estar originada por diferencias en la constitución génica de los individuos: su **genotipo**. Por ejemplo, las polillas oscuras poseen, al menos, un alelo diferente que codifica una proteína involucrada en la síntesis del pigmento que le da el color al individuo. En segundo lugar, la variación fenotípica puede estar originada por efectos **ambientales**. Es decir, dos

genotipos idénticos pueden producir fenotipos distintos en ambientes diferentes. Este sería el caso si la coloración de las polillas variara de un momento a otro en forma mimética de acuerdo con la superficie sobre la que se posan o con la temperatura del aire. El tercer componente de la variación fenotípica es la *interacción* genotipo x ambiente: el ambiente puede modificar de manera diferencial el fenotipo de distintos genotipos. Este sería el caso si sólo ciertos genotipos de polillas fueran capaces de alterar su coloración en forma mimética.

Fuentes de variación genotípica

La variación genotípica tiene dos orígenes principales: la *mutación* y la *recombinación sexual*. De acuerdo con la teoría molecular clásica, un gen (una porción de ADN) codifica una proteína que afecta el fenotipo de un individuo. Con frecuencia muy baja se producen accidentes en la estructura del ADN que pueden cambiar en forma significativa la estructura de la proteína codificada por esa porción de ADN. Ese accidente es llamado mutación. Para que tenga efecto sobre las generaciones siguientes, la mutación debe ocurrir en una célula que esté en la línea de producción de gametas. Una mutación que tiene lugar, por ejemplo, en la lámina de una hoja madura puede cambiar el funcionamiento de la célula en la que ocurrió pero no se transmitirá a la siguiente generación. La mayoría de las mutaciones tienen efecto negativo sobre el funcionamiento del individuo. No hay hasta el momento evidencias contundentes de que las mutaciones que "favorecen" al individuo tengan mayor frecuencia que el resto.

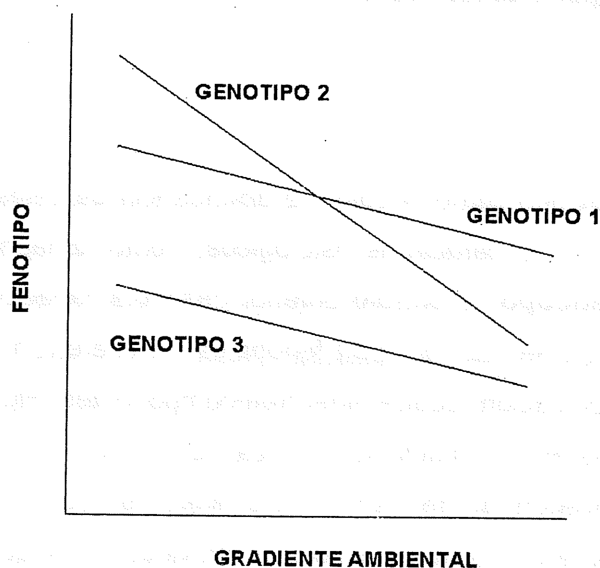


Figura 1: Fuentes de variación fenotípica. Fenotipos distintos pueden surgir del efecto de diferencias en la constitución génica (genotipos), del ambiente, y de la forma distinta con que cada genotipo responde al ambiente.

Si bien la mutación es la única fuente de producción de nuevos genes, la recombinación sexual es la que determina la mayor parte de la variación genética de cada generación. Durante la meiosis los cromosomas homólogos intercambian material genético y se forman gametas diferentes que, a su vez, dan lugar a individuos diferentes. Si se asemeja la información genética de la población a la que contiene un mazo de naipes, la recombinación sexual simplemente mezcla los naipes y determina que cada "mano" sea distinta. La mutación, en cambio, agrega una nueva carta al mazo.

Plasticidad fenotípica

La variación fenotípica causada por las variaciones ambientales tiene su origen en la fisiología particular de cada especie. En sentido amplio puede tratarse de algo tan elemental y obvio como que una planta recién defoliada por un herbívoro no tenga el mismo fenotipo que una no defoliada. En sentido más estricto, el más usualmente referido, se trata de respuestas de los individuos a las condiciones ambientales, como el cambio de la longitud de entrenudos ante cambios en la calidad de la luz. En ambos casos, la variación en el ambiente genera variación fenotípica de un mismo genotipo. La propiedad de mostrar cambios en el fenotipo ante cambios ambientales se llama *plasticidad fenotípica.* Esta propiedad se pone de manifiesto a través de las *normas de reacción*, que son funciones, como las de la Fig. 1, que representan las variaciones fenotípicas de un genotipo ante cambios ambientales.

La plasticidad fenotípica depende del genotipo, del factor ambiental que se considere y del rasgo morfológico o fisiológico en cuestión. La relación entre plasticidad fenotípica y el genotipo es la interacción genotipo x ambiente. Por ejemplo, existen mutantes de ciertas especies que carecen del pigmento que detecta las variaciones en calidad de luz y, por lo tanto, no tienen plasticidad fenotípica ante cambios en la proporción de rojo:rojo lejano. Esto introduce una situación interesante: por un lado, la plasticidad fenotípica es variación fenotípica de origen puramente ambiental (un mismo genotipo produce entrenudos de distinta longitud según el ambiente lumínico), pero por otro lado la magnitud y sentido de la plasticidad fenotípica están genéticamente determinados (el alelo que codifica la producción del pigmento le da al genotipo que lo posee la posibilidad de responder en forma plástica a la calidad de la luz). En relación con el factor ambiental que se considere, resulta más o menos obvio que los genotipos que son plásticos a la calidad de la luz no necesariamente deben ser plásticos ante cambios en otros factores ambientales (ej. temperatura). Finalmente, la plasticidad fenotípica

está ligada a caracteres particulares: el largo de entrenudos puede mostrar una respuesta plástica pero la tasa fotosintética una respuesta más rígida.

LA EVOLUCION

La evolución es el cambio en la proporción de formas genéticas dentro de una población. Para entender cómo evoluciona un población es útil estudiar primero en qué condiciones no evolucionaría. Si se consideran dos alelos de un mismo gen, la evolución consistiría en el cambio en la frecuencia de cada alelo en la población. Esta frecuencia no se alteraría si se cumplieran las siguientes condiciones: la población es muy grande, no hay migración desde y hacia la población, no se producen mutaciones, los apareamientos son al azar (independientes del genotipo) y la presencia de uno u otro alelo en un individuo no le confiere un éxito reproductivo diferencial. Bajo estas condiciones, la recombinación sexual en cada generación simplemente mezclará las combinaciones génicas pero la proporción de los alelos en la población no cambiará: no habrá evolución, y se dice que la población está en equilibrio.

Si no se verifica alguna de estas condiciones puede producirse evolución. Si la población es pequeña, el apareamiento, que es algo así como un muestreo de alelos, puede resultar sesgado en favor de uno de los alelos simplemente por una cuestión de probabilidades. Si hacia la población migran individuos con una proporción de alelos diferente a la de la población original también cambiará la proporción de alelos (algo similar sucede si de la población emigran individuos con una proporción de alelos distinta a la original). Si se producen frecuentes mutaciones se agregarán nuevos alelos o se enriquecerá la proporción de uno de los alelos existentes. Si el apareamiento tiende a realizarse de acuerdo al genotipo, cada generación no mezclará igualmente los alelos y la población se verá enriquecida por ciertas combinaciones. Estas violaciones a las condiciones de equilibrio producen evolución, cambios en las frecuencias génicas, pero esta evolución no es necesariamente *adaptativa*. No trae consigo un aparente ajuste a las condiciones ambientales sino que se trata de un proceso aleatorio, de consecuencias poco predecibles.

Selección natural

Cuando se viola una última condición, la reproducción no diferencial de los genotipos, sucede algo muy especial: hay evolución y la evolución parece resultar en un mejor ajuste de la

población a las condiciones ambientales. El aumento en la frecuencia de ciertos genes que brindan mayor éxito reproductivo a los individuos es la evolución adaptativa y el proceso que la genera se llama *selección natural.*

La población de polillas en Gran Bretaña es un buen ejemplo para ilustrar este proceso (Fig. 2). La población estaba formada hasta principios de siglo XIX por la forma clara. La forma oscura era producida por mutaciones que no prosperaban en la población. Aparentemente, esto tenía que ver con la depredación diferencial sufrida por las dos formas. Estas polillas suelen posarse sobre troncos de árboles y rocas cubiertos por líquenes de color blancuzco.

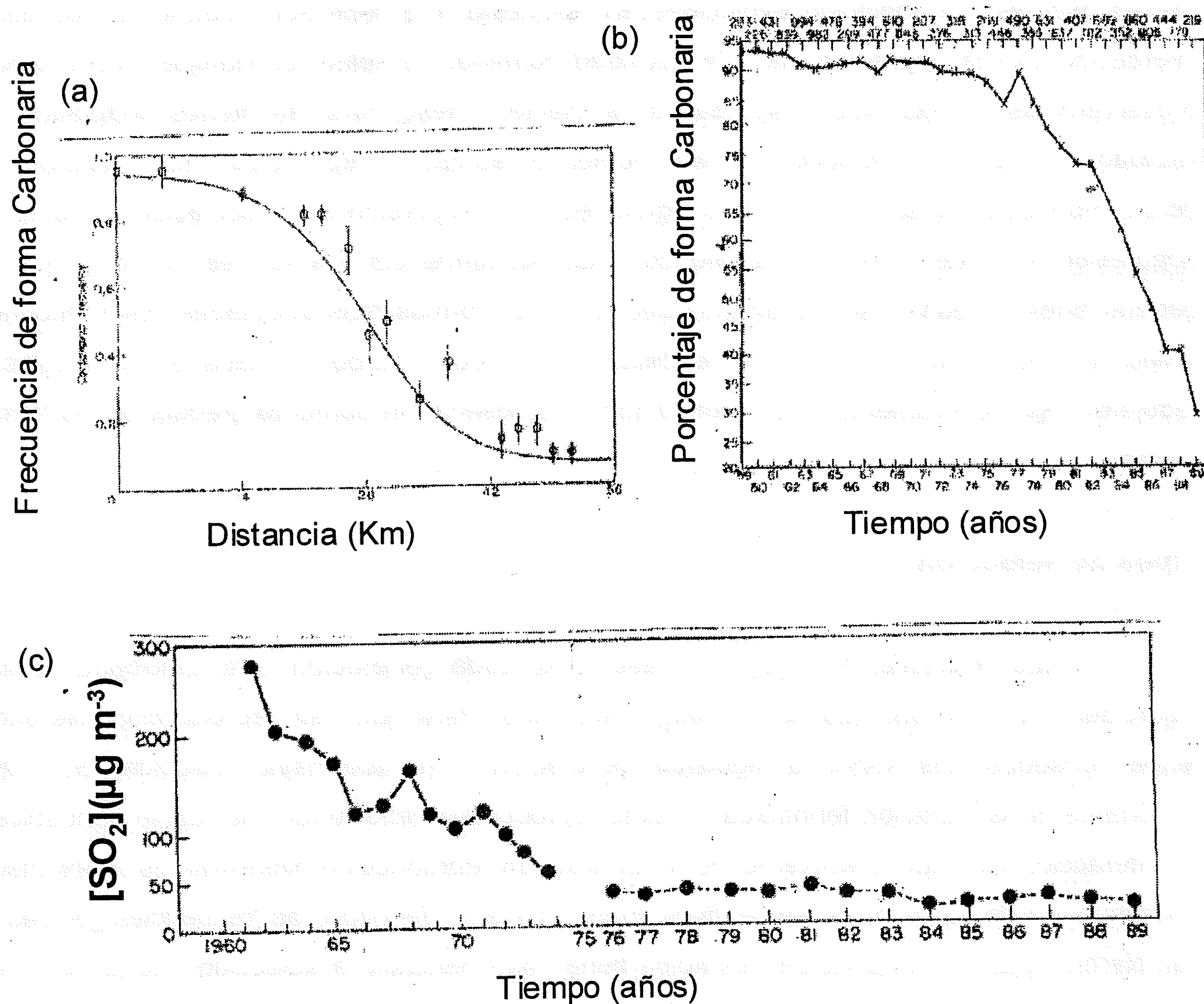


Figura 2: Evidencias de evolución en *Biston betularia*. (a) Cambios en la proporción de la forma oscura (*carbonaria*) según la distancia desde un importante centro industrial (Liverpool). (b) Cambios en la proporción de la forma oscura desde la implementación de nuevas leyes contra la contaminación atmosférica. (c) Cambios en la concentración de SO_2 (un indicador de contaminación) durante el mismo período. Recuérdese que la forma oscura era desconocida hasta mediados del siglo XIX. (a) y (b) tomados de Clarke et al. (1990), (c) tomado de Mani (1990).

De esta manera, las formas blancas eran menos visibles para los pájaros depredadores, mientras que las formas oscuras resultaban muy evidentes, tenían una menor supervivencia y dejaban, en promedio, mucha menor descendencia que llevara la información genética para producir formas oscuras. La revolución industrial generó un cambio en el ambiente que le confirió a las mutantes oscuras un mayor éxito reproductivo, ya que el aumento en polución atmosférica por el hollín oscureció la superficie sobre la que se posaban las polillas. Cada generación, las polillas oscuras dejaban más descendencia que las claras y, como el carácter está determinado genéticamente, las siguientes generaciones se fueron enriqueciendo en formas oscuras. La población evolucionó en respuesta a la selección natural ejercida por la interacción de los depredadores y la actividad humana. La selección natural actuó *como si* preservara las formas más adaptadas al ambiente y descartara las menos adaptadas. En realidad, se trata de un simple fenómeno numérico: las que se reproducían más pasaban más de su información a las generaciones siguientes y su proporción en la población aumentó. La adaptación se mide por la capacidad de dejar descendencia y entonces es obvio que las generaciones sucesivas se hayan enriquecido en las formas más adaptadas. Este fenómeno volvió a comprobarse a partir de la década de 1960, cuando cambios en la legislación redujeron significativamente la contaminación y se observó un aumento gradual de las formas claras.

Tipos de selección

Lo que la selección excluye o preserva en cada generación está relacionado con la capacidad reproductiva, que es un rasgo fenotípico. Para que esa reproducción diferencial tenga consecuencias sobre la siguiente generación, para que haya evolución, una parte importante de la variación fenotípica en éxito reproductivo debe tener una fuente genotípica o de interacción genotipo x ambiente. Si la variación en reproducción diferencial es simplemente consecuencia de variaciones ambientales sobre un mismo genotipo, las frecuencias génicas no cambiarán. Cuando la variación fenotípica tiene base genética la selección puede tener tres tipos de consecuencias sobre el fenotipo (Fig. 3): puede ser estabilizadora (los fenotipos intermedios tienen más éxito reproductivo y su proporción aumenta), disruptiva (los fenotipos extremos son favorecidos) o direccional (uno de los extremos es favorecido).

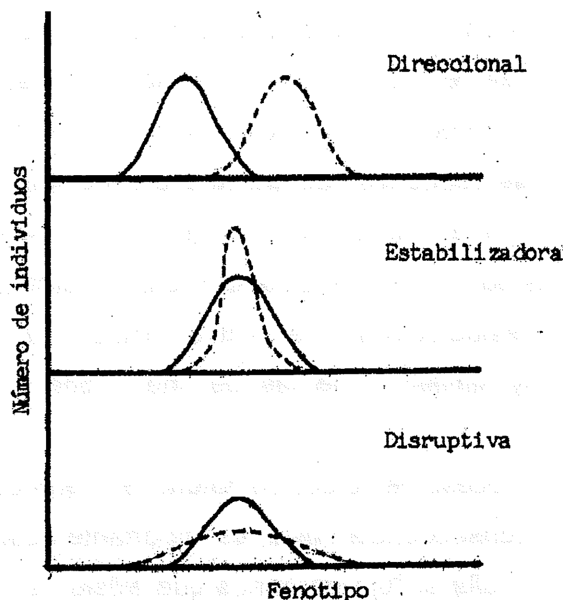


Figura 3: Efecto de los diferentes tipos de selección en la distribución de los fenotipos de una población (Tomado de McNaughton y Wolf 1984). _____ población original; ----- luego de la selección.

Ecotipos y ecoclinas

Como en el caso de las polillas, es muy común para todas las especies que en diversos ambientes, como los que se suceden a lo largo de gradientes de altitud, latitud o precipitaciones, existan formas con caracteres que parecen ser adaptativos. De acuerdo con lo visto, esta diferenciación de formas puede tratarse de cambios fenotípicos plásticos de un mismo genotipo o de genotipos particulares que, como resultado de la selección operante en cada ambiente, dominan en aquellos en los que son más exitosos reproductivamente. Cuando una subpoblación de una especie presenta caracteres adaptativos a un determinado ambiente y estos están genéticamente determinados se dice que esa subpoblación es un *ecotipo* de esa especie. Las polillas oscuras y claras serían dos ecotipos distintos: pertenecen a la misma especie (pueden cruzarse entre sí) pero manifiestan una serie de caracteres genéticamente determinados que les confieren una adaptación especial a condiciones ambientales particulares. En sentido estricto, el término ecotipo se aplica a casos en que hay una variación ambiental y fenotípica discreta. Cuando las formas diferencialmente adaptadas de un población ocurren a lo largo de gradientes ambientales (variación continua) se habla de una *ecoclina*.

Ecotipo

Ecoclina

Se conocen, con distinto grado de rigor científico, numerosos casos de existencia de ecotipos. Entre las formas selectoras del ambiente capaces de moldear dentro de una población, formas adaptadas a condiciones y circunstancias especiales, están los cambios de distinto orden que el hombre introduce con su técnica agrícola. A raíz de esos cambios, una

maleza relativamente común en Europa, *Camelina sativa*, también presente en la Argentina, produjo nuevas formas capaces de invadir los cultivos de lino. Las formas más comunes de la maleza no eran aptas para competir con las plantas de lino en cultivos densos. En efecto, se trata de plantas bajas y ramificadas que crecen en bordes de caminos o en rastrojos. Por otra parte, las semillas de estas plantas son mucho más pequeñas que las de lino y son fácilmente descartables con los implementos de limpieza. Toda la práctica agrícola que incluye el cultivo del lino operó en el sentido de seleccionar formas de *C. sativa* erguidas, altas, no ramificadas, capaces de competir con las plantas densamente establecidas en el cultivo de lino, y al mismo tiempo productoras de semillas de tamaño muy similar al de las de lino y por lo tanto inseparables de ellas en las tareas de limpieza.

Si bien una vez que se ha comprendido el proceso de selección natural la diferenciación de ecotipos dentro de una población parece una consecuencia obvia, es importante notar que en contra de esa tendencia a la diferenciación se halla el flujo de genes que existe dentro de una especie. Como ya fuera mencionado, la reproducción sexual tiende a recombinar todas las formas existentes. Este intercambio de genes actúa en contra de la diferenciación. La selección, en cambio, tiende a descartar las formas de menor éxito reproductivo en cada ambiente y promover la diferenciación de la población entre ambientes.

Heredabilidad

La suma de material hereditario portado por un individuo es el genotipo. El genotipo dirige el desarrollo y determina conjuntamente con el ambiente la morfología, fisiología y el comportamiento del individuo. La expresión observable o cuantificable de estos atributos es el fenotipo. Los fenotipos de los individuos de una población suelen diferir entre sí. Dentro de una población en particular la proporción heredable o genética de esta variación fenotípica entre individuos es la materia prima necesaria para que opere la selección natural, promoviendo las adaptaciones que permiten un ajuste a la oferta ambiental y a sus posibles variaciones (*fitness*). La **heredabilidad** (h^2) es precisamente esta proporción genética heredable que explica los fenotipos de una población. En este sentido la selección adaptativa previamente discutida sólo opera si dentro de una población y en un ambiente particular si existe variación heredable (**varianza genética aditiva**) en aquellos caracteres con valor adaptativo (por ejemplo altura ó tasa de crecimiento de las plantas).

La **heredabilidad (h^2)** de los caracteres sobre los que opera la selección representa la capacidad de respuesta a la selección natural ya que es la proporción del fenotipo determinado

por los genes. A mayor heredabilidad, mayor será la proporción genética del fenotipo. Expresa la proporción de varianza total que se modifica durante un proceso de selección y determina la estabilidad en el parecido entre parientes. Por ejemplo, se ha documentado que muchas características demográficas (capítulo 4) que afectan los rasgos de historia de vida tienen baja heredabilidad, es decir que las poblaciones tienen poca variabilidad genética aditiva. Así la longevidad y el envejecimiento, por ejemplo, dependen de factores ambientales ya que tienen bajos niveles de varianza genética aditiva. Este concepto de heredabilidad puede ayudarnos a predecir qué pasaría si quisiéramos seleccionar una característica de una población para cambiarla con el tiempo. Por ejemplo, las poblaciones de las especies de cultivo actuales no son iguales a aquellas silvestres que le dieron origen. En el pasado estas especies producían menos frutos, y semillas más pequeñas que ahora. La domesticación de las especies silvestres se ha producido por la selección continua de características, como por ejemplo, semillas grandes y frutos indehiscentes. El avance selectivo depende de la heredabilidad de los caracteres de interés. . La respuesta a la selección (*R*) es una función de la fuerza de la selección (*S*) y de la heredabilidad (h^2): $R = h^2 \times S$. Si la heredabilidad es uno (esto es, toda la variación fenotípica es producida por variación genética), entonces la respuesta a la selección será igual a la fuerza de la selección. Esto es, si en una generación se selecciona sólo a las semillas mayores de 1 cm, todas las semillas producidas por las plantas originadas por esas semillas serán también mayores de 1 cm. Si en la siguiente generación se selecciona sólo aquellas semillas mayores de 1.1 cm, toda la progenie tendrá también semillas de más de 1.1 cm. Sin embargo, en estas características cuantitativas la heredabilidad nunca es 1. Por este motivo en cada selección habrá sólo una proporción de la progenie con las características fenotípicas de las semillas seleccionadas. Este proceso de selección sobre todos los individuos de la población, llevado a cabo por varias generaciones, generará en un tiempo más o menos largo semillas de cultivo de mayor tamaño, colores particulares, mayor rendimiento y en algunos casos, más resistentes a plagas y enfermedades. Así es como se han domesticado los cultivos. Del mismo modo, en la naturaleza los depredadores, la sequía, el viento o la competencia operan seleccionado algunos fenotipos cuyos cambios serán expresados en las poblaciones futuras según su heredabilidad.

En los sistemas de cultivo, las malezas están expuestas a la competencia intra- e interespecífica (otras malezas y el cultivo), la depredación y la herbivoría por insectos y roedores, y al efecto letal de las labores y los herbicidas. Coincidentemente con la literatura sobre las heredabilidad de caracteres demográficos, en experimentos y datos empíricos tomados en los cultivos, se ha observado que la varianza genética aditiva y por lo tanto, la

heredabilidad de la longitud del ciclo de vida y del tamaño seminal de muchas malezas, es pequeña y poco sensible a la acción selectiva de las actividades agrícolas. En cambio, otras características como la tolerancia a los herbicidas o la morfología foliar, presentan mucha variación genética aditiva y responden a la selección direccional producida por las actividades de manejo recurrente. En estos procesos las malezas convergen funcionalmente y morfológicamente hacia las características del cultivo, lo cual dificulta las actividades de manejo que necesitan discriminar entre los individuos del cultivo y los de las malezas.

LA ESPECIACION

Existen dos conceptos de especie. Ambos son útiles y por eso han coexistido durante muchos años. El concepto morfológico de especie es el que ha sido usado por los taxónomos, desde Linneo, y que habitualmente se usa en la práctica de identificación a campo. De acuerdo con este concepto, las especies se determinan sobre la base de similitudes y diferencias morfológicas. En cambio, el concepto biológico de especie considera que pertenecen a una especie aquellos individuos que pueden intercambiar material genético y dar descendencia fértil. Este último concepto tiene obvias limitaciones: por un lado, es imposible en la práctica de campo determinar especies de esta manera y, por otro lado, no se aplica a organismos asexuales. Sin embargo, tiene una gran ventaja para la comprensión de la evolución, ya que define a la especie como una unidad independiente desde el punto de vista del flujo de genes. De esta manera, una especie estaría "protegida" de la influencia de genes de otras poblaciones y mantendría una identidad genética. En muchos casos los dos criterios coinciden en el resultado final: las especies biológicas son las mismas que las determinadas morfológicamente, ya que los taxónomos suelen basarse en caracteres altamente heredables y muchas veces relacionados con la biología reproductiva. Sin embargo, hay notables casos en que especies morfológicas son en realidad entidades que intercambian material genético o que dentro de una especie morfológica hay numerosas especies biológicas (genéticamente aisladas). En evolución, y por lo tanto en Ecología, es particularmente importante el proceso de generación de nuevas especies según el concepto biológico.

Aislamiento reproductivo

Para que dos poblaciones pertenezcan a especies distintas tiene que haber barreras reproductivas entre ellas. Estas no deben confundirse con barreras geográficas más o menos

circunstanciales que afectan la probabilidad de cruzamiento entre individuos pertenecientes a distintas poblaciones locales. Se trata de barreras que determinan la imposibilidad de dar descendencia fértil aun cuando miembros de las dos poblaciones son puestos en estrecho contacto. Los mecanismos de aislamiento reproductivo entre especies pueden ser precigóticos (impiden el apareamiento o la unión de las gametas) o postcigóticos (impiden el desarrollo de adultos viables a partir de la cigota).

Ya ha sido analizado el proceso por el cual una población, con el fondo de genes que le es propio, genera una serie de formas distintas dentro del área total que ocupa, a partir de las cuales el medio selecciona aquellas que poseen ventajas adaptativas (ecotipos). Todas esas formas, que son capaces de cruzarse entre sí, es decir, de intercambiar material genético, forman una población *panmíctica*. Pero a medida que una población va colonizando nuevos sitios y extendiendo su área, ciertas porciones de ella quedan suficientemente apartadas de otras porciones como para que muy raramente o nunca se produzcan cruzamientos entre sus respectivos individuos. La población total aparece integrada por poblaciones locales cuyos individuos, por su proximidad en el espacio y en el tiempo, pueden cruzarse entre sí (intercambiar material genético). Cada una de esas poblaciones parciales constituyen un *gamodemo*. Individuos de diferentes gamodemos tienen muy baja o nula probabilidad de intercambiar material genético, a pesar de pertenecer a la misma población específica. En un área más o menos extensa, con su dotación de gamodemos de una especie y una determinada variación ambiental, los cruzamientos continuados entre individuos de un mismo gamodemo, junto con la acción de las fuerzas selectoras que actúan sobre él, llegan a producir ecotipos o razas especialmente adaptados a las condiciones particulares. Razas o grupos de razas distinguibles de otras por sus caracteres, constituyen lo que se considera una *subespecie*. En el proceso de diferenciación creciente de grupos dentro de una población pueden aparecer mecanismos que impiden que se efectúe el cruzamiento entre distintos ecotipos o razas, o disminuyen en un grado apreciable la viabilidad o la fertilidad de los individuos producto de esos cruzamientos. Esos mecanismos constituyen barreras que se oponen al intercambio de material genético. La consecuencia de la aparición de esas barreras es el aislamiento reproductivo. Este fenómeno del aislamiento reproductivo es pues uno de los antecedentes indispensables para que se produzca especiación.

Tipos de especiación

De acuerdo con la forma en que se genera este aislamiento reproductivo se distinguen tres grandes tipos de especiación. En el caso de la *especiación alopátrica*, fenómenos geomorfológicos, como la fragmentación del paisaje por cambios en el régimen de los ríos, o migratorios, como la separación de una subpoblación por migración, generan dos subpoblaciones que quedan aisladas geográficamente (gamodemos). Si la presión de selección es diferente en los dos ambientes y/o una de las dos poblaciones es muy pequeña es muy probable que las dos poblaciones vayan diferenciándose progresivamente. Si se llega a una diferenciación tal que cuando las barreras geográficas se eliminan no existe cruzamiento o descendencia fértil entre las dos poblaciones se habrá generado una nueva especie. En el caso de la *especiación simpátrica*, se genera una nueva especie a partir de un cambio genético brusco e importante que diferencia, dentro de una población, a una pequeña población que ha perdido la capacidad de cruzarse o dejar descendencia fértil con la población original. Finalmente en la *especiación parapátrica*, dos poblaciones localmente adaptadas, ecotipos, viven en dos áreas contiguas a lo largo de una línea de contacto. Si bien nada impide en principio el flujo de genes entre ellos, los híbridos poseen mucho menor éxito reproductivo (son menos exitosos que la correspondiente población original de cada ambiente) y por lo tanto el flujo real de genes entre las poblaciones es prácticamente nulo. Con el tiempo, el bajo éxito reproductivo de los híbridos favorece que se seleccionen caracteres que conducen al aislamiento reproductivo total de las dos poblaciones.

Bibliografía

Clarke, C.A., F.M.M. Clarke y H.C. Dawkins. 1990. *Biston betularia* (the peppered moth) in West Kirby, Wirral, 1959-1989: updating the decline in f. *carbonaria*. Biol. J. Linn. Soc. 39:323-326.

Mani, G. S. 1990. Theoretical models of melanism in *Biston betularia* - a review. Biol. J. Linn.Soc. 39:355-371.

McNaughton, S.J. y L.L. Wolf. 1984. Ecología General. Ediciones Omega. Barcelona. 713 pp.

PROBLEMAS

1) Un fitotecnista desea multiplicar formas de la especie *Paspalum dilatatum* que tengan una elevada relación tallo/raíz para su utilización como forrajera. Al efecto, realiza mediciones en plantas cultivadas en invernáculo que habían sido originalmente obtenidas de dos potreros: un potrero A intensamente pastoreado, y un potrero B pastoreado en forma ligera alternando con largos descansos. En las plantas provenientes del potrero A, la media de los valores de relación peso tallo/peso raíz es de 1,2 con una varianza de 0,2; y en las provenientes del potrero B es de 1,8 con una varianza de 1,3. Explique a qué pueden deberse estos valores medios y sus varianzas respectivas.

2) No es raro observar que, luego de la introducción al mercado de un nuevo insecticida selectivo muy exitoso, a los pocos años éste empiece a perder efectividad. Usando sus conocimientos de evolución, describa brevemente todos los pasos que usted cree pueden dar lugar a esa tendencia. Si para responder necesita incluir algún supuesto, hágalo explícito.

3) Suponga que le ofrecen, a precio muy conveniente, semilla de un híbrido de maíz recientemente lanzado al mercado. Ensayos comparativos de rendimiento llevados a cabo durante varios años indican que este híbrido produjo rendimientos mayores o iguales que todos los demás. Dichos ensayos, sin embargo, no incluían la localidad donde usted trabaja ni ninguna cercana a ella. ¿Decidiría usted sembrar toda la superficie destinada a cosecha gruesa con ese material? Use un gráfico del tipo "norma de reacción" para justificar su respuesta.

CAPÍTULO 4
ECOLOGÍA DE POBLACIONES

1. Características de la población

El término población se usa de muchos modos. Para los propósitos de este texto se lo toma como equivalente al de **población específica.** Esta puede definirse como un conjunto de organismos con un gran número de características en común, un origen similar y la ausencia de barreras que impidan el cruzamiento de individuos heterosexuales puestos en contacto. En muchos casos también usaremos el término población aludiendo a un subconjunto de una población específica determinado por límites espaciales y temporales (**población local**). Por ejemplo la población de vizcachas en el centro de San Luis en los últimos años, la población de pulgón verde de los cereales en el partido de Puán en 1990 o la población de *Paspalum dilatatum* en una comunidad de pastizal de la Depresión del Salado. Es decir que, en algunos casos, llamaremos población a todos los individuos de una especie, mientras que en otros, nos restringiremos a un conjunto uniespecífico de individuos que comparten un espacio y un tiempo determinados.

Las poblaciones del planeta se componen, según estimaciones, de unos 5 millones de especies vegetales, 10 millones de especies animales y tal vez 2 ó 3 millones de especies de microorganismos. De las citadas, han sido ya descriptas y nombradas sólo un 10% de las vegetales y animales y quizás un 5% de las de microorganismos. Los efectos destructivos de muchas actividades humanas representan ahora un impacto tan desastroso sobre las poblaciones silvestres que muchas bien pueden llegar a la extinción antes de que su presencia sea registrada por la ciencia. Como sucede con muchas de las formas ancestrales de nuestra propia especie, sólo nos será posible hacer especulaciones respecto de su existencia en otro tiempo.

Las poblaciones exhiben dos tipos de características. En primer término, están aquellas que comparten con los niveles inferiores de la organización biológica; en segundo lugar, están los rasgos singulares que aparecen en el nivel de organización poblacional y no se encuentran en los niveles inferiores. Como sucede con cada nivel de organización, estos rasgos son singulares sólo con referencia a los niveles subordinados; estos mismos rasgos de la población, aunque modificados, se hallan también en el nivel de organización biológica que

está por encima de las poblaciones, vale decir, en las comunidades.

Así como el organismo individual crece, se reproduce y responde al ambiente, lo mismo sucede con la población. Más allá de estos rasgos comunes, no obstante, están los inherentes al carácter social, como las tasas de natalidad y de mortalidad, supervivencia y estructura de edades. La singularidad que exhibe una población a este respecto proviene de su naturaleza colectiva. El ecólogo que estudia la población centra su interés esencial en la delimitación, el origen, la ocurrencia, la abundancia, la dispersión, el comportamiento y las interacciones de las poblaciones específicas. Este capítulo inicial trata en particular aspectos de la estructura pero también dinámicos de la población, como crecimiento y regulación, reproducción y estrategias de asignación de recursos.

1. 1 Estructura de la población

En la Introducción de la guía del curso la tabla 1 presenta los atributos que describen la estructura y los procesos dentro de una población. La densidad de individuos de una población (individuos/m^2) es un atributo clave para describir la estructura. Su variación en el tiempo describe la dinámica poblacional (tema tratado en el próximo título). La densidad de una población no sólo varía en el tiempo, sino también en el espacio. Condiciones ambientales controlan su éxito en los diferentes ambientes. Otros atributos importantes son la estructura de edades y la proporción de sexos. La estructura de edades reconoce el hecho que los integrantes de una población en la mayoría de los casos no tienen la misma edad. Algunas poblaciones, como las plantas anuales o algunos insectos, suelen tener edades similares en la medida en que la emergencia de los individuos de semillas o huevos esta sincronizada. Sin embargo, en poblaciones perennes se observan individuos con edades diferentes. La forma usual de representar estas diferencias es con pirámides de edades, en las que la cantidad total o la proporción de individuos de cada intervalo de edad es representado con una barra (Fig. 1a). En algunos casos es posible reconocer la edad de los organismos. En poblaciones de árboles el conteo de anillos de crecimiento permite conocer la edad, pero esto no es posible en plantas herbáceas. En los casos en los que es difícil conocer la edad los ecólogos deciden utilizar, como estimador de las edades, el tamaño o estado de desarrollo de los organismos. Por ejemplo, en mariposas la pirámide podría construirse con los siguientes estadíos: huevo, oruga, pupa, adulto. En plantas podrían ser: semillas, plántulas, juvenil, juvenil reproductivo, adulto. Estas categorías no sólo permiten estimar la edad, también capturan diferencias ecológicas importantes. La silueta de la pirámide permite hacer inferencias acerca de la

dinámica de la población. Por ejemplo, pirámides con baja proporción de organismos en las edades más pequeñas son indicadoras de poblaciones en retroceso en la medida que la población no cuenta con reemplazos para los individuos que con el pasar del tiempo envejecen (cambian de categoría) y se reduce su capacidad de dejar descendencia. La diferencia de tamaños entre edades o estadíos da una idea de la mortalidad dependiente de la edad. En aquellos casos en que una clase de edad o tamaño se aparta de la silueta (por exceso o por pérdida de individuos en relación a las otras edades) podría tratarse del efecto de un evento que afectó a esa cohorte de la población. Estas categorías de la estructura de edades de una población generalmente son útiles para construir modelos diagramáticos y/o matemáticos de la dinámica poblacional (Fig1b). En el modelo cada caja representa una clase de edad o tamaño y las flechas representan las transiciones entre un estado y otro. Mientras las transiciones de semillas hasta adulto generalmente representan la proporción que se transfiere. Las flechas que corren por encima de las cajas indican la producción de semillas por planta. En este caso (1b) puede proponerse que la producción de semillas de ambos tamaños/estadíos (i.e., juvenil reproductivo y adulto) es diferente.

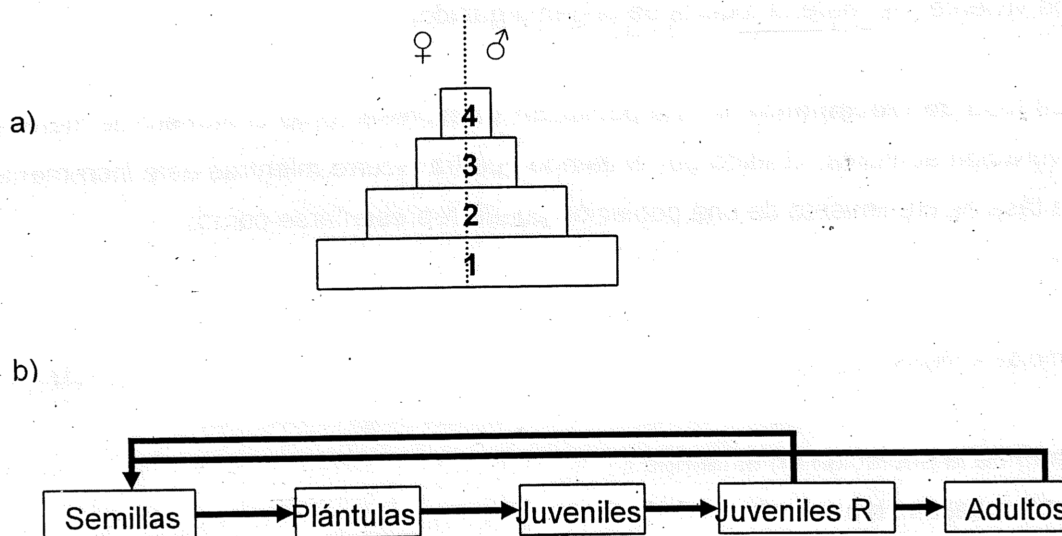


Figura 1. a) estructura de edades de una población. Los números dentro de cada barra indican edades o rangos de edades crecientes. La línea de puntos separa la población en individuos femeninos y masculinos. b) diagrama con las 5 clases de desarrollo de una población vegetal. Las flechas indican las transiciones entre las clases, (Juveniles R: juveniles con capacidad de reproducirse).

La proporción de sexos (Fig 1a) es importante en la mayoría de los animales y en plantas diclino dioicas. La relación entre organismos femeninos/masculinos puede tener impacto en la dinámica poblacional. Valores del índice menores al requerido pueden determinar una menor tasa de fertilización de hembras. En ganadería o cultivos la proporción de sexos es un aspecto del manejo al que se le dedica mucha atención en la medida que la producción puede estar restringida por la proporción. Por ejemplo, un exceso de toros garantiza en los rodeos de cría una buena tasa de preñez, pero al mismo tiempo puede determinar una merma considerable en la disponibilidad de forraje. Las técnicas de inseminación artificial, entre otras ventajas, buscan asegurar la preñez y, al mismo tiempo, que el forraje sea consumido fundamentalmente por hembras preñadas.

2. Crecimiento de la población

De los varios aspectos dinámicos que manifiesta una población, el más importante es el **crecimiento**, es decir, la capacidad de incrementar el número de individuos. El crecimiento resulta una de las características esenciales que ayudan a establecer la diferencia entre una población viviente y la materia muerta de origen orgánico.

La **tasa de crecimiento** de una población se expresa como el número de individuos en que la población aumenta, dividido por el tiempo que transcurre mientras este incremento tiene lugar. La tasa de crecimiento de una población puede representarse como:

$$\Delta N/\Delta t = (N_2-N_1)/(t_2-t_1) \qquad \textbf{(1)}$$

N_i = tamaño de la población en el tiempo t_i

Δ = magnitud del cambio

Si no hay migración, el cambio en el número de individuos de la población en el intervalo de tiempo **Δt**, depende del equilibrio entre los nacimientos (B) y las muertes (D).

$$\Delta N/\Delta t = \Delta B/\Delta t - \Delta D/\Delta t \qquad \textbf{(2)}$$

Para facilitar la comparación entre poblaciones de distinto tamaño se expresan las tasas de natalidad (b) y mortalidad (d) por individuo de la población ("per capita"), es decir:

$$b = \mathbf{\Delta B/\Delta t} \mathbf{.}\ 1/N \qquad \textbf{(3)}$$

$$d = \mathbf{\Delta D/\Delta t} \mathbf{.}\ 1/N \qquad \textbf{(3')}$$

Expresando todos los cambios en intervalos de tiempo instantáneo (dt), se obtiene la tasa instantánea de cambio de tamaño de la población (dN/dt)

$$dN/dt = (b-d) \mathbf{.}\ N \qquad \textbf{(4)}$$

siendo $(b-d) = r_a$

La tasa de crecimiento expresada por individuo de la población se denomina **tasa real de crecimiento per cápita (r_a)**

$$r_a = dN/dt \mathbf{.}\ 1/N \qquad \textbf{(5)}$$

De la ecuación (5) se desprende cuáles son las unidades en las que se expresa r_a. También resulta claro a partir de ella que el **modelo general de crecimiento de una población** será:

$$dN/dt = r_a \mathbf{.}\ N \qquad \textbf{(6)}$$

Las diferencias entre los distintos modelos que veremos a partir de aquí surgen del modo en que cada uno de ellos le asigna un valor a r_a.

2.1. Crecimiento exponencial

En el caso particular en que el valor r_a permanece constante, el tamaño de la población aumenta exponencialmente (Figura 2). En condiciones teóricamente ideales, cuando no existen factores restrictivos impuestos por el ambiente físico o biótico, podría considerarse que una población es capaz de exhibir una tasa de crecimiento per cápita máxima (r_m), denominada

tasa intrínseca de crecimiento de la población (suele decirse que la población, bajo esas condiciones, expresa su **potencial biótico**).

$$r_m = dN/dt \,.\, 1/N = \text{constante}$$

es decir

$$dN/dt = r_m \,.\, N \qquad \textbf{(7)}$$

Integrando esta expresión se obtiene una ecuación que permite calcular el tamaño de la población en el momento "t":

$$N_t = N_o \,.\, e^{r\,m.\,\Delta t}$$

N_o= tamaño inicial de la población
e = base de los logaritmos naturales = 2,7186
t = tiempo transcurrido desde el momento inicial
r_m= tasa intrínseca de crecimiento de la población: tasa instantánea de crecimiento que se alcanza en condiciones ideales de disponibilidad ilimitada de recursos.

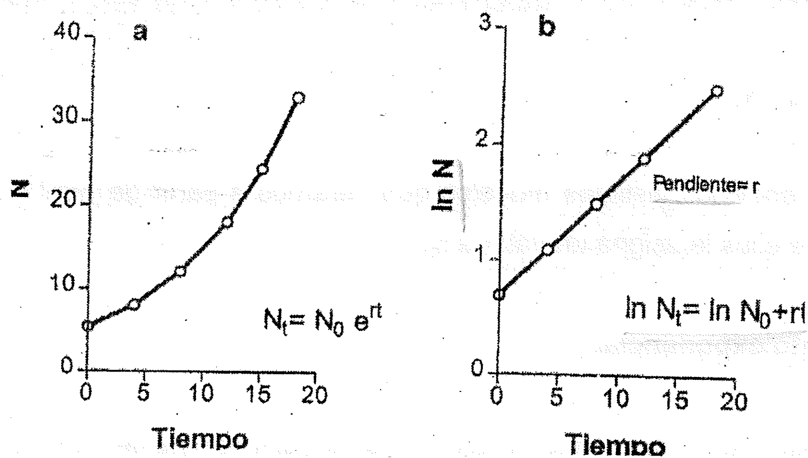


Figura 2 (a) Representación gráfica de la curva exponencial de crecimiento de una población (ver ecuaciones 4 y 5); (b) representación gráfica de la misma curva en escala semilogarítmica.

Poblaciones como las bacterias o las amebas, en las que cada organismo se divide en células hijas, poseen una capacidad de crecimiento simplemente fantástica mientras las condiciones ambientales permanecen favorables, vale decir, en tanto puede mantener una tasa exponencial de crecimiento. Una bacteria que se dividiera cada veinte minutos produciría, conforme a los cálculos de R.H. MacArthur y J.H. Connell, una colonia de algo más de treinta centímetros de alto sobre toda la superficie terrestre en un día y medio. Una hora más tarde, la capa de bacterias sobrepasaría la altura de los seres humanos. Si el crecimiento se ajustara a esta tasa teórica, en unos miles de años cualquier población vegetal o animal pesaría tanto como el universo visible y se expandería hacia el exterior a la velocidad de la luz!

2.2. Crecimiento logístico

Las condiciones ambientales reducen la capacidad de la población de mantener una tasa de crecimiento constante. Cuando algún factor o factores del medio se convierten en restrictivos, la tasa de natalidad desciende, la tasa de mortalidad asciende, o suceden ambas cosas a la vez.

El modelo de crecimiento logístico describe el crecimiento de la población cuando, por efecto de la **competencia intraespecífica**, la tasa de crecimiento real per cápita (r_a) decrece linealmente a medida que el tamaño de la población (N) aumenta (Figura 3.).

Las intersecciones de esta recta con los ejes de coordenadas son: r_m (la tasa intrínseca de crecimiento de la población), que denota que en ausencia de competencia la población crece a velocidad máxima, y **K**, denominada **capacidad de sostenimiento (o de carga) del ambiente**, que es el tamaño (o densidad) poblacional para la cual la tasa real de crecimiento (r_a) se hace nula. La ecuación de esta recta será:

$$Y = a - b \cdot X$$

que en este caso es

$$r_a = r_m - (r_m/K) \cdot N$$

es decir que,

$$r_a = r_m \cdot (1 - N/K) \qquad \textbf{(9)}$$

y $$dN/dt = r_m \cdot (1 - N/K) \cdot N \qquad \textbf{(9')}$$

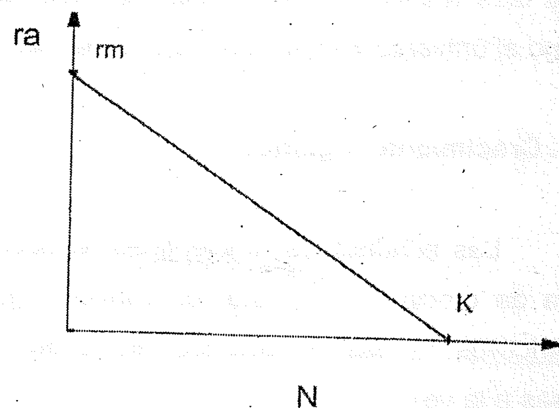


Figura 3 Variación de la tasa real de crecimiento (ra) en función del tamaño de de la población (N), según el modelo de crecimiento logístico.

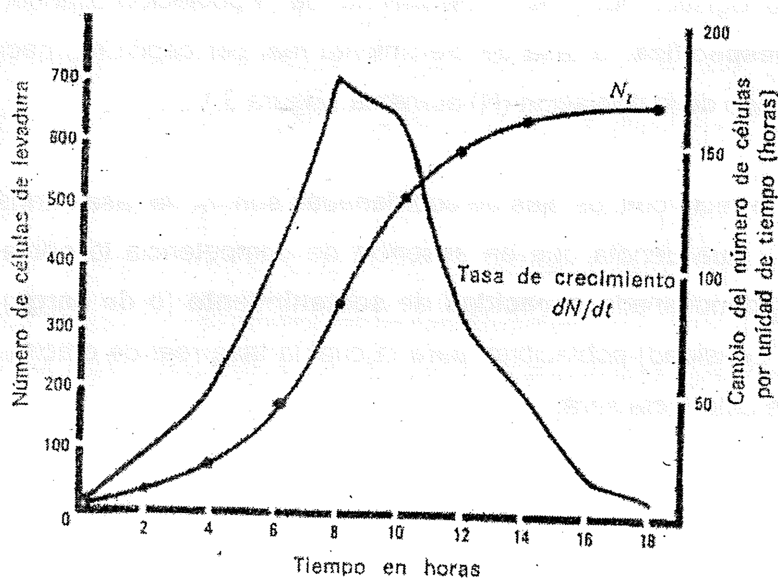


Figura 4 Cambios a través del tiempo en el tamaño (N_t) y la tasa de crecimiento (dN/dt) de una población de levadura cultivada en laboratorio.

Esta se conoce como la ecuación logística de crecimiento de la población y toma una forma general sigmoidea cuando se representa el tamaño de la población en función del tiempo (Figura 4). Lo que hace este modelo es modificar r_m mediante un factor sensible a la densidad

(1 – N/K). A medida que N aumenta y se aproxima a K, el nivel de recursos por individuo disminuye y la tasa de aumento poblacional per cápita disminuye.

En ocasiones -y en especial si la capacidad de sostenimiento está determinada por la provisión de alimentos- la población **sobrepasa el límite** y agota por un tiempo todas las fuentes alimentarias disponibles; luego, la población **se desploma** (Figura 5a). Con frecuencia, en esta forma de crecimiento, el número de individuos declina y después crece nuevamente en forma temporaria según un patrón oscilante (Figura 5b), lo cual ocurre incluso a continuación de un colapso. Tal comportamiento es característico de ciertas poblaciones de insectos y de la mayoría de las plantas anuales.

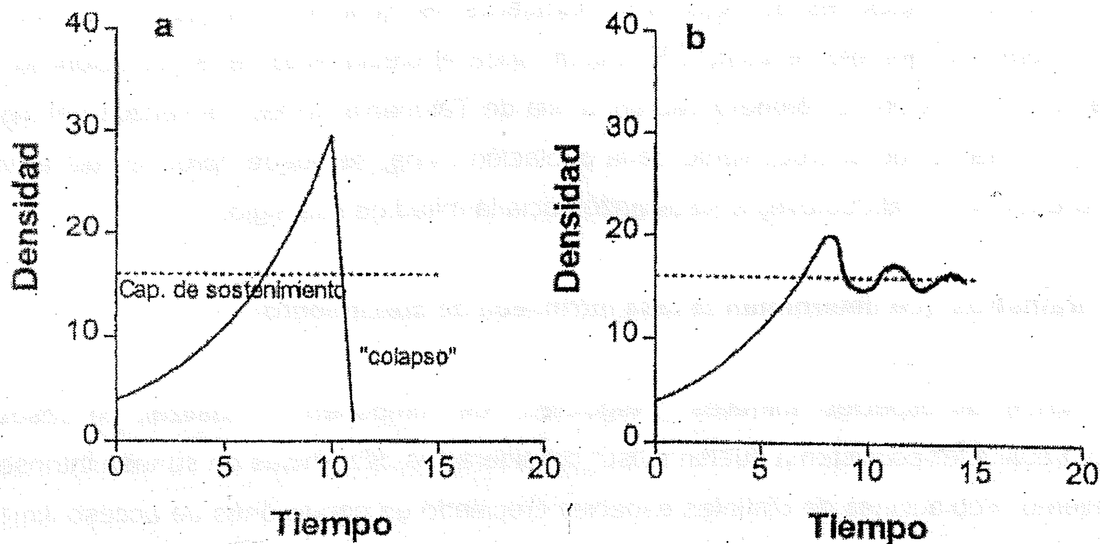


Figura 5 a) Un ejemplo teórico de aumento del tamaño de una población que ha excedido la capacidad de sostenimiento y el colapso poblacional resultante; b) Un ejemplo teórico de aumento de una población con una curva de forma J, que luego de sobrepasar ligeramente la capacidad de sostenimiento, tiende a oscilar alrededor de la misma.

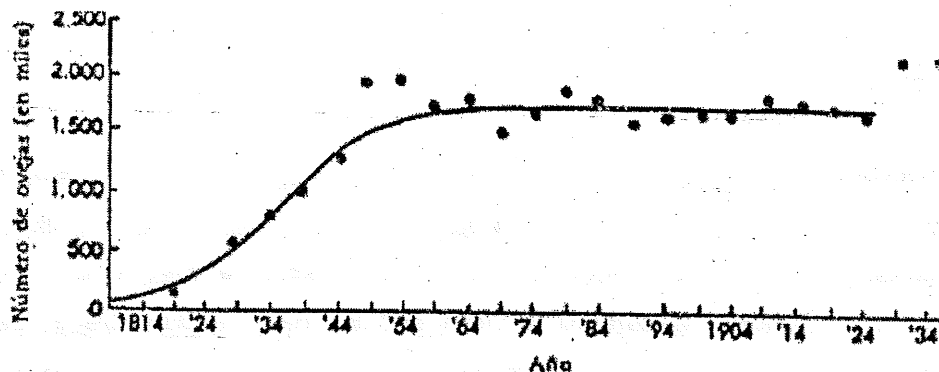


Figura 6 Crecimiento de la población de ovejas introducidas en Tasmania. Los puntos representan la cantidad promedio en períodos de cinco años.

Ciertas poblaciones de pájaros y mamíferos se ajustan a un patrón de crecimiento similar. Como un ejemplo de esto, E.P. Odum utiliza el crecimiento de la población de ovejas desde su introducción por primera vez en la isla de Tasmania en los comienzos del siglo XIX (Figura 6). Graficando el crecimiento de la población ovina, se puede apreciar que la asíntota de alrededor de 1.700.000 ovejas se alcanzó hacia la mitad de ese siglo.

2.3. Parámetros que determinan la tasa intrínseca de crecimiento

Entre las especies animales y vegetales que componen un pastizal, un bosque, un cultivo o cualquier ecosistema suelen existir considerables diferencias en su tasa intrínseca de crecimiento. Poblaciones de distintas especies creciendo en condiciones de acceso ilimitado a los recursos exhiben diferentes tasas de crecimiento por individuo (dN/Ndt). Por ejemplo, una población de conejos crecería a una tasa mucho mayor que una de elefantes, aun cuando ambas estuvieran bajo condiciones de acceso ilimitado a los recursos.

Los parámetros que determinan la tasa intrínseca de crecimiento de una población son: la edad a la cual comienza la reproducción (∞), el tamaño de camada de cada reproducción (**b**), la frecuencia de reproducción, la edad máxima a la cual ocurre la última reproducción, la supervivencia y la longevidad. Por ejemplo, suponiendo que los otros factores permanecen constantes, una población cuyos individuos comienzan a reproducirse a una edad temprana tendrá una tasa intrínseca de crecimiento mayor que otra cuyos individuos comienzan a reproducirse más tarde (Figura 7).

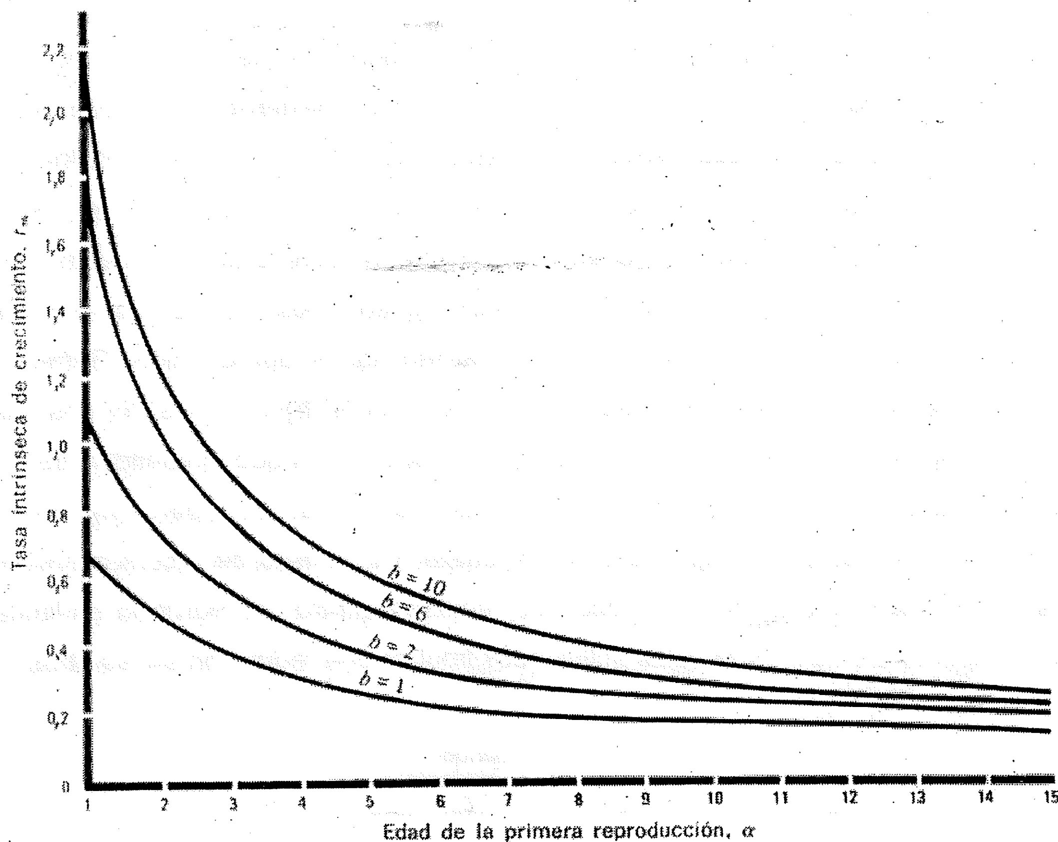


Figura 7. Relación entre la tasa intrínseca de crecimiento y la edad de la primera reproduccion según el tamaño de camada (Cole 1954).

3. Compromisos en la asignación de recursos

¿Por qué las especies presentan distintas combinaciones de valores para los parámetros que componen r_m y, por lo tanto, tienen distintos valores de r_m? La respuesta debe considerar que la selección natural actúa favoreciendo a los individuos cuyas características resultan en una maximización de la contribución de sus genes a las generaciones futuras. En este sentido, un organismo ideal sería aquel para el que se maximizaran simultáneamente todos los aspectos de la reproducción y la supervivencia. Comenzaría a reproducirse inmediatamente después de su nacimiento dando lugar a una copiosa y bien equipada descendencia a lo largo de su vida infinitamente prolongada. Es obvio que este ideal no existe.

Hay límites a las combinaciones de supervivencia y reproducción en distintas edades.

Los organismos enfrentan un compromiso en la asignación de recursos entre distintas actividades que pueden ser categorizadas como **mantenimimiento** (metabolismo basal, resistencia a enfermedades), **crecimiento** y **reproducción**. La figura 8 ilustra distintos modos de reparto de recursos entre estas actividades a lo largo de un período de crecimiento equivalente a un año. El recuadro inferior (d) de esta figura representa un modelo propuesto para organismos tales como las plantas anuales, que asignan todos sus recursos a crecimiento y mantenimiento durante un lapso y luego los canalizan hacia reproducción. Generalmente, estas plantas mueren después de reproducirse. Los recuadros (b) y (c) ilustran dos casos en los que la fase reproductiva se lleva a cabo durante un lapso en el que la cantidad de recursos disponible es mayor, por ejemplo durante el periodo de lluvias. El cuadro (a), en cambio, representa un caso en el que la reproducción se realiza a expensas de recursos previamente asignados al crecimiento. Cuando la cantidad de recursos dentro del individuo es limitada, el aumento en importancia de una de estas actividades implica una reducción en las otras.

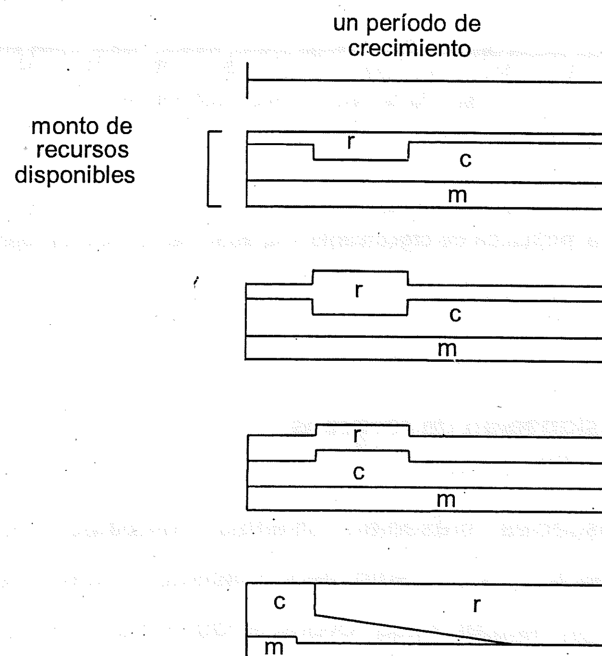


Figura 8. Posibles modalidades de asignación de recursos a mantenimiento (m), crecimiento (c) y reproducción (r) (Willson 1983).

Estos compromisos en la asignación de recursos se manifiestan en forma de correlaciones negativas entre rasgos morfológicos o fisiológicos. Por ejemplo, cuando se estudió la relación entre número y peso de semillas producidas por distintas especies de *Plantago* se observó que existía una estrecha correlación negativa (Figura 9). A lo largo del proceso evolutivo, las especies cuyo tamaño de camada aumentó, sufrieron una reducción en el tamaño individual de las semillas. Dado que para estas especies de *Plantago* se ha observado que el tamaño de semilla está positivamente ligado a la supervivencia de plántulas, este es un ejemplo de compromiso entre dos componentes de la tasa intrínseca de crecimiento: la supervivencia de la progenie y el tamaño de camada.

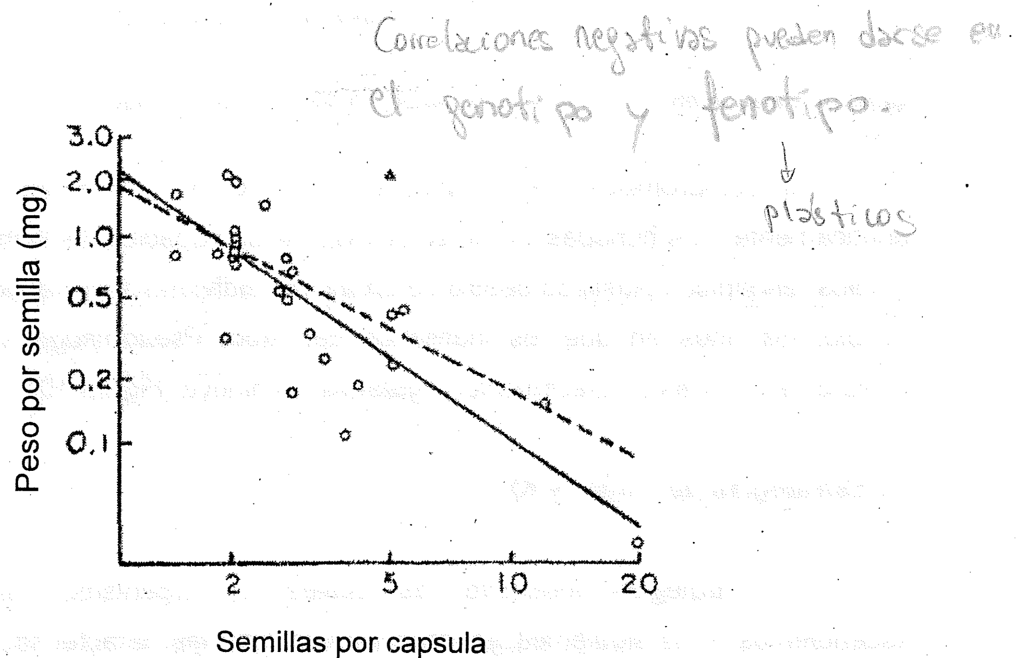


Figura 9. Compromisos entre dos componentes de la reproducción en *Plantago. (Willson 1983)*

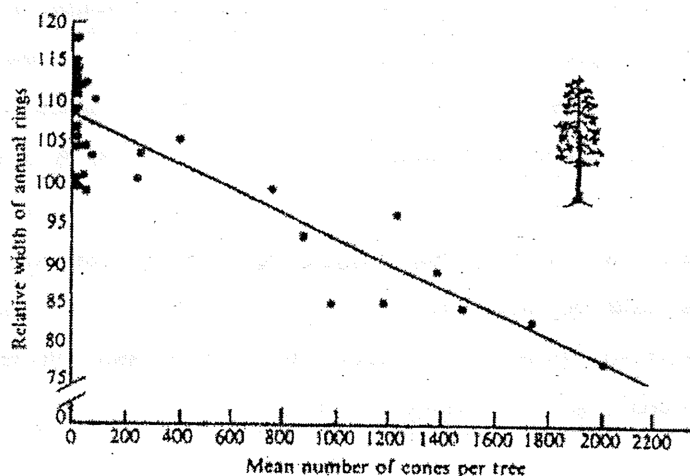


Figura 10. Relación entre el tamaño de camada y el crecimiento vegetativo en *Pseudotsuga menziesii* (Silvertown 1987).

Los compromisos se manifiestan no sólo en forma de correlaciones negativas genéticamente determinadas, como en el caso de las especies de *Plantago*, sino también como cambios fenotípicos plásticos dentro de un mismo individuo ante variaciones del ambiente. Por ejemplo, los años en que los individuos del árbol *Pseudotsuga menziesii* producen gran cantidad de semillas su crecimiento vegetativo disminuye (Figura 10).

3.1. Estrategias de vida (r y K)

Las estrategias mediante las cuales un organismo maximiza su aporte de descendientes a las siguientes generaciones reflejan las características del ambiente en que vive y vivieron sus ancestros. Por ejemplo, si encontramos que una población está integrada por organismos que asignan gran cantidad de recursos a mantenimiento y crecimiento, podemos inferir que evolucionó en un ambiente saturado con una densidad de individuos muy alta. Por el contrario, si los miembros de la población asignan más recursos a funciones reproductivas, podríamos predecir que esta evolucionó en un ambiente en el que los recursos estaban ampliamente disponibles y podían ser fácilmente colonizados. La teoría de la **selección r** y **K** relaciona las estrategias de vida de los organismos con las características de los ambientes que estos habitan. Esta teoría postula la existencia de un continuum ambiental cuyos extremos son los ambientes r y los ambientes K, los cuales seleccionan favoreciendo organismos con estrategias r y K respectivamente. En la siguiente tabla figuran algunas características importantes de los ambientes y las estrategias r y K.

r	K
Características del ambiente	
Ambiente fluctuante e impredecible. Períodos benignos de rápido crecimiento entremezclados con períodos desfavorables	Ambiente constante o predeciblemente estacional en el tiempo
Recursos altamente disponibles	Recursos escasos o de disponibilidad limitada
Competencia muy leve o nula	Competencia muy intensa
Características de las especies	
Población fluctuante que crece exponencialmente	Población próxima a K con mayor habilidad competitiva
Madurez precoz	Madurez tardía
Ciclo de vida corto y simple	Ciclo de vida largo y complejo
Mayor asignación de recursos a reproducción	Mayor asignación de recursos a supervivencia
Organismos más pequeños	Organismos más grandes
Poca amortiguación: la población sigue las fluctuaciones del ambiente	Mayor amortiguación de las fluctuaciones ambientales

La posición de una población en el continuum r-K depende de su nicho ecológico particular. Por ejemplo, en un mismo bosque, los árboles pueden estar sujetos a selección K, mientras que los insectos defoliadores que sufren una alta mortalidad anual pueden estar sujetos a selección r. Ningún ambiente selecciona completamente hacia r o hacia K y tampoco los organismos se valen enteramiente de estrategias r o estrategias K. Las Sequoias, por ejemplo, requieren un siglo para madurar y comenzar la reproducción, pero una vez que comienzan a reproducirse producen enormes cantidades de semillas bianualmente durante siglos.

Bibliografía

Begon, M., Harper, J.L. y Townsed, C.R. 1988. Ecología. Ediciones Omega, Barcelona.

Boughey, A.S. 1968. Ecology of populations. Mcmillan Company, New York.

Cole, L.C. 1954. The population consequenses of life history phenomena. Quarterly Rewiew of Biology 29:103-137.

McNaughton, S.J., y Wolf, L. 1984. Ecología general. Ediciones Omega, Barcelona.

McNaughton, S.J. 1975. r and K selection in *Typha*. American Naturalist 109:251-261.

Paige, K.N., y Witham, T.G. 1987. Flexible life history traits: shifts by *Scarlet Gilia* in response to pollinator abundance. Ecology 68:1691-1695.

Silvertown, J.W. 1987. Introduction to plant population ecology. Longman, Harlow.

Willson, M.F. 1983. Plant reproductive ecology. Wiley & Sons, New York.

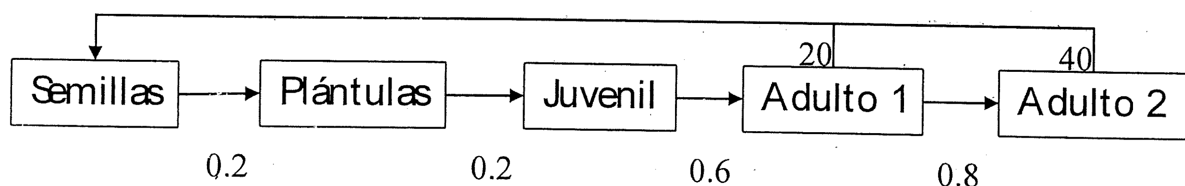
PROBLEMAS

1- Se ha decidido la recolonización con nutrias de las lagunas de Chascomús y de Lobos, en la Prov. de Buenos Aires. Ya se han liberado 10 parejas de nutrias en cada una. Se estima que la tasa intrínseca de crecimiento de las nutrias en dichos ambientes es r = 0.3 (año^{-1}). Sin embargo la capacidad de sostenimiento (K) es distinta en cada una; en la de Lobos es de 150 animales, mientras que en la de Chascomús es de 450 animales. Calcule para cada laguna el tamaño poblacional en las tres primeras generaciones siguientes a la liberación, suponiendo que las poblaciones de nutrias en estos ambientes muestran un crecimiento logístico y que las nutrias empiezan a reproducirse al año de vida. Explique los resultados obtenidos.

2- Sugiera alternativas para disminuir o aumentar la tasa intrínseca de crecimiento de una población. Ilustre su respuesta dando ejemplos para poblaciones presentes en sistemas agronómicos que Ud. Conozca. Disminuir la competencia intraespecífica

3- Grafique el crecimiento de dos poblaciones de pájaros (A y B) que colonizan dos islas diferentes del mismo archipiélago que tienen igual tamaño, tipo de vegetación y topografía. Considere dos escenarios distintos. En un caso, la invasión ocurre durante un período climático *húmedo* afectado por varios eventos "El Niño". En el otro caso, las poblaciones colonizan las islas durante un período *normal*, sin anomalías climáticas. Tenga en cuenta que el crecimiento de ambas poblaciones se ajusta al modelo logístico, que la r_m de A>B y que las islas están libres de competidores y depredadores.

4. (a) Calcule, con la información que se le da a continuación, si una población de Trébol rojo está en equilibrio, en aumento o en declinación durante 4 generaciones. El número inicial de semillas en el suelo es de 50 semillas/m². La producción de semillas de los adultos 1 y 2 es de 20 y 40 semillas por planta, respectivamente (ver gráfico adjunto). Los números debajo de las transiciones representan la proporción de individuos que pasan a la próxima categoría (por ejemplo, la fracción de semillas que pasan a a plantulas es 0.2, o sea el 20%). Considere que el trébol rojo es bianual y que su primera reproducción ocurre al primer año, al llegar a la categoría de Adulto 1. Recuerde que los datos están expresados en plantas por m^2 y que por lo tanto puede suceder que en alguna generación exista menos de 1 individuo por m^2, pero habrá muchos individuos en una hectárea. (b) Luego, simule que ocurriría si un plaga de semillas (bruchos) ataca y consume 80% de las semillas en la planta madre antes de la dispersión al suelo. Discuta los resultados con los conceptos que vio en clase.



CAPÍTULO 5
INTERACCIONES ENTRE INDIVIDUOS

1. Tipos de interacciones

Uno de los aspectos sobresalientes del capítulo 4 fue la noción que la densidad tiene un impacto negativo sobre las tasas vitales de una población. En otras palabras los individuos de una población al interactuar se afectan mutuamente y, según el modelo logístico, este efecto es mayor a medida que la densidad aumenta. Estos efectos pueden describirse en los organismos individuales (generalmente como cambios en la biomasa) o en las poblaciones (como cambios en tasas vitales o la densidad). En el capítulo anterior la interacción entre individuos de una misma población era la competencia intraespecífica, sin embargo cualquier ambiente (dentro del rango habitable de nuestro planeta) se encuentra colonizado por muchas especies con diferentes características. Estas interacciones interespecíficas tendrán consecuencias positivas, negativas o neutras para cada una de las especies que interactúan. Cuando el impacto o influencia es positivo la población aumenta su densidad. De la misma manera un impacto negativo se transforma en una disminución de la densidad, mientras que si el efecto es neutro la población no manifiesta ningún cambio debido a la interacción. La combinación de efectos permite proponer la existencia de seis tipos de interacciones interespecíficas que se encuentran esquematizados en la figura 1 (los cuatro de la figura más otros dos que incluyen efectos neutrales).

La **neutralidad** absoluta (ningún individuo influye sobre la otra) no tiene especial interés para los ecólogos pues no afecta la estructura ni el funcionamiento de la comunidad. Las dos interacciones que incluyen al menos un efecto neutro (**amensalismo** y **comensalismo**) son frecuentes en los sistemas multiespecíficos. No obstante se discute cuán real es la situación de que para uno de los individuos no exista por lo menos alguna clase de efecto (negativo o positivo) por mínimo que este sea. En este texto analizaremos en detalle una interacción con consecuencias negativas, aunque no iguales, para ambas poblaciones, la **competencia,** y otra con consecuencias positivas para una de las poblaciones y negativas para la otra: la **depredación.**

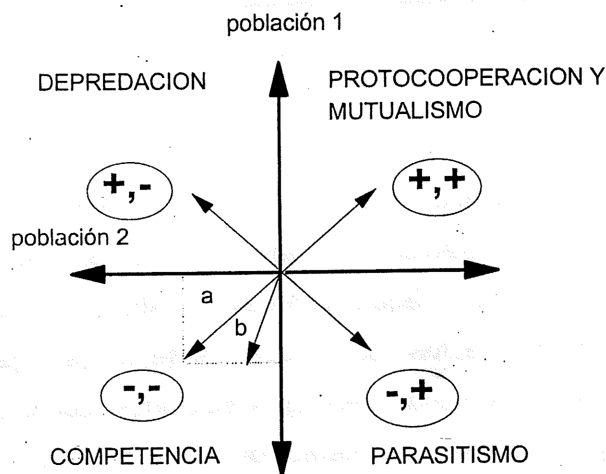


Figura 1. Interacciones posibles entre poblaciones (de Fuentes, 1989). Los ejes representan la diferencia en densidad respecto de la población aislada. "a" y "b" representan dos relaciones de competencia diferentes.

2. Competencia

Definimos competencia como la interacción biológica negativa que se produce entre dos o más individuos cuando un recurso necesario se encuentra en cantidad limitada en relación con las demandas de los organismos. La competencia es un proceso activo que tiene sus efectos más importantes en la capacidad de los individuos competidores de sobrevivir y reproducirse. Los tipos de influencias pueden variar entre (1) interferencia directa al acceso a un recurso (competencia de interferencia) y (2) reducción de la disponibilidad de un recurso (competencia de explotación). Cada individuo tiene necesidades para la supervivencia y la reproducción que comparte con otros individuos de la misma especie o de otra especie. La competencia es **intraespecífica** cuando es entre miembros de la misma especie e **interespecífica** cuando es entre miembros de diferentes especies.

Los nichos de los individuos potencialmente competitivos deben superponerse lo suficiente como para compartir algunos recursos. No es necesario que el nicho entero de un organismo esté incluido dentro del nicho del otro, sino que los nichos fundamentales deben superponerse al menos en parte. Los nichos fundamentales y los efectivos generalmente se

superpondrán más con los de los miembros de la misma especie que con los de especies diferentes. La selección natural actúa preservando diferentes caracteres genéticos que reducen la competencia intra e interespecífica.

El efecto último de la competencia es una menor contribución a la generación siguiente, en comparación a lo que ocurriría si no hubiera existido competencia. Esta reducción en la supervivencia y/o fecundidad se debe a la disminución en las tasas de crecimiento o desarrollo individual derivadas de la menor captura de recursos. En la medida en que el efecto de la competencia sobre el éxito reproductivo no sea el mismo para los distintos individuos de la población, la competencia puede aumentar el ajuste de la población al medio, representado, en este caso por los otros organismos competidores.

2.1. Competencia intraespecífica

2.1.1.Efectos de la competencia intraespecífica

Mortalidad y fecundidad

Una forma frecuente de estudiar los efectos de la competencia es comparar situaciones en las que se varía artificialmente la densidad. A medida que la densidad aumenta la abundancia relativa de los recursos disminuye y el grado de competencia aumenta. La figura 2 muestra la mortalidad del escarabajo de la harina, *Tribolium confusum,* en cohortes criadas con distintas densidades. Un número conocido de huevos era dispuesto en tubos de vidrio con 0.5 g de una mezcla de levadura y harina. Se registraba el número de individuos que sobrevivían hasta la edad madura en cada tubo. A lo largo del rango de densidad inicial 1 (10-50 huevos) la tasa de mortalidad permaneció constante a medida que aumentaba la densidad (Fig. 2a.). En este rango la mortalidad era **independiente de la densidad** y se puede decir que, aparentemente, no existía competencia intraespecífica cuando la densidad era de esa magnitud. Si bien los individuos morían, la probabilidad de supervivencia hasta la edad adulta no se veía afectada por la densidad.

En el rango de densidad 2 (50-90 huevos) se ponen de manifiesto los efectos de la competencia por aumento de la densidad. El número de muertes aumentaba (Fig 2b.) pero con una tasa mayor. El número de sobrevivientes también continuaba creciendo, pero con una pendiente decreciente (Fig. 2c.). En este rango la tasa de mortalidad había aumentado con la densidad pero aún "subcompensaba" los aumentos de densidad. En el rango 3 (más de 90 huevos) la competencia era más intensa, la tasa de mortalidad aumentaba con una pendiente

mayor (Fig. 2a.) y por lo tanto "sobrecompensaba" el aumento en densidad. Como resultado de ello el número de sobrevivientes disminuía con el aumento en la densidad inicial de huevos. A determinadas densidades la competencia intraespecífica puede conducir a una mortalidad **dependiente de la densidad**.

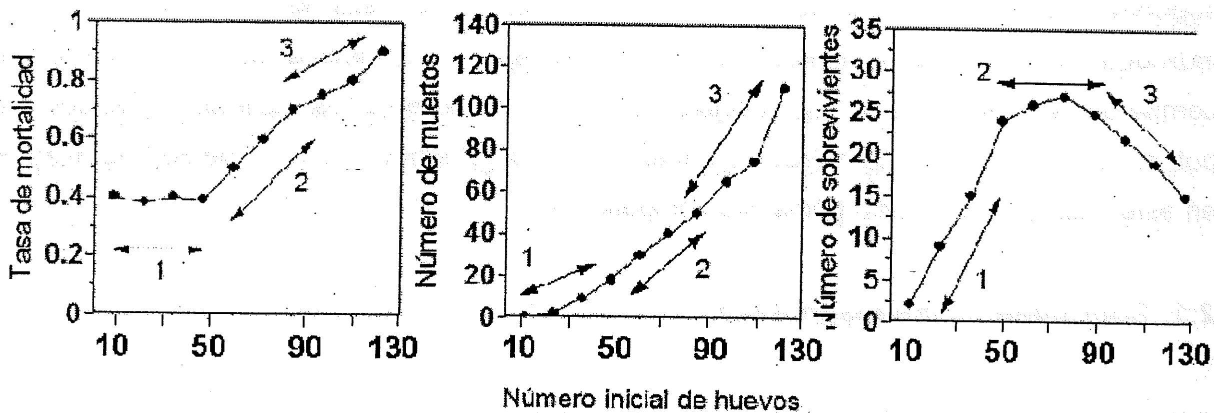


Figura 2. Mortalidad denso-dependiente en *Tribolium confusum* (según Bellows, 1981)

Los esquemas de fecundidad densidad-dependientes que resultan de la competencia intraespecífica son, en cierto modo, la imagen especular de los obtenidos para la mortalidad. En este caso la tasa de natalidad per cápita disminuye con la densidad (Fig. 3.). La figura 4 presenta un esquema general del efecto de la competencia intraespecífica sobre la natalidad y la mortalidad de una población. Mientras la tasa de natalidad supere a la de mortalidad la población crecerá. El punto en donde ambas curvas se cruzan corresponde a la **Capacidad de Carga** del ambiente (K) y corresponde a un equilibrio estable. A esa densidad la tasa de crecimiento de la población será 0. La ecuación logística presentada para describir el crecimiento de una población en condiciones de recursos limitados tiene incorporado el efecto de la competencia intraespecífica: el crecimiento poblacional per cápita es una función de la diferencia entre el número de individuos que el medio puede sustentar (Capacidad de Carga) y el número de individuos que ocupan ese medio en un momento dado (compárese la Fig. 4 de este capítulo con la Fig. 3 del anterior).

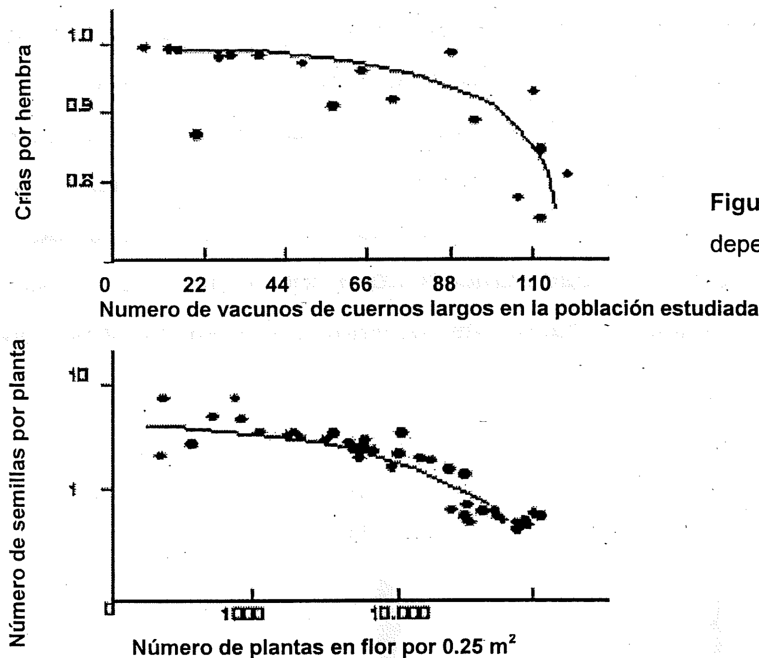


Figura 3. Esquemas de fecundidad denso-dependientes en animales y vegetales

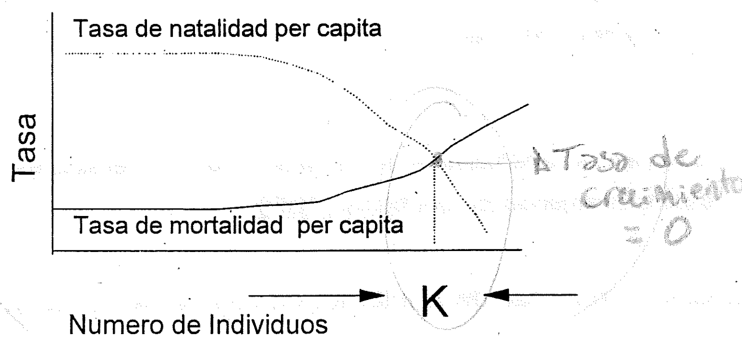


Figura 4. Esquema general del efecto de la competencia intraespecífica sobre la natalidad y la mortalidad (de Begon et. Al., 1989)

2.1.2. Competencia asimétrica y diferencias individuales

Hasta el momento hemos considerado a una población como si estuviera formada por individuos promedio. Sin embargo, la competencia es capaz de ejercer una notable influencia sobre las *diferencias* existentes entre individuos de la misma población. Este fenómeno se conoce como el establecimiento de una jerarquía competitiva. El aumento de la intensidad de la

competencia intraespecífica va acompañado de una distribución más asimétrica del tamaño de los individuos alrededor de la media, con muchos individuos pequeños y unos pocos grandes. En las especies cultivadas, la existencia de una densidad de siembra óptima por encima de la cual el agregado de semillas reduce el rendimiento final del cultivo, es una consecuencia de lo dicho: en una disposición densa, las plantas no son versiones reducidas de las plantas en una disposición rala; si hay suficientes individuos subordinados que no llegan a fructificar o lo hacen muy pobremente, el rendimiento puede ser menor a una determinada densidad que a densidades menores. A medida que la densidad aumenta y/o la población crece la distribución de los individuos alrededor de la media se hace más asimétrica: existen muchos individuos pequeños y unos pocos grandes (Fig. 5)

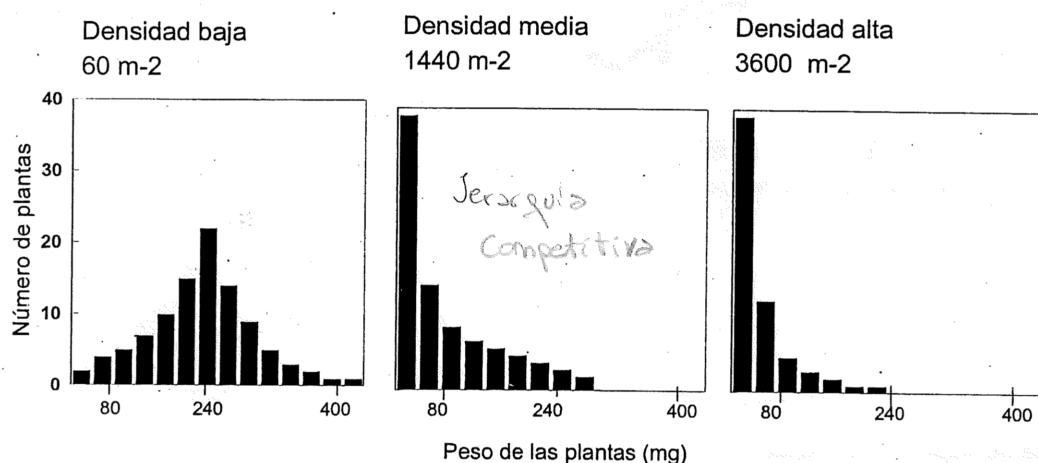


Figura 5.5. Distribución de frecuencias del peso de plantas individuales de lino sembradas con tres densidades. La observación corresponde a la sexta semana desde la emergencia (de Obeid et al., 1967).

Pequeñas diferencias individuales al comienzo de la interacción competitiva pueden dar lugar a variaciones mucho mayores con el tiempo. Por ejemplo el tamaño de la semillas es importante en la capacidad competitiva de *Trifolium subterraneum* (una especie forrajera) ya que influye en las etapas iniciales del crecimiento, especialmente en la elongación. Después de 12 semanas, en cultivos densos, con tipos de semillas grandes y chicas, las plantas provenientes de las semillas grandes interceptaban el 97 % de la luz solar.

Las consecuencias del aumento de la intensidad de la competencia en stands monoespecíficos no se limitan a las respuestas plásticas; si la densidad es suficientemene alta (o si, en especies perennes, la interacción se prolonga el tiempo suficiente) suele producirse la

muerte de una parte de la población, observándose "autorraleo". Sobre todo en producción forestal, son bien conocidas las relaciones existentes entre el número de árboles por hectárea y el volumen de madera (tamaño máximo) que puede obtenerse de cada uno de ellos.

2.2. Competencia interespecífica

La competencia interespecífica juega un papel central en la estructuración de las comunidades bióticas. Al influir sobre la dinámica de las poblaciones, la competencia afecta, según la escala de tiempo considerada, la distribución o la evolución de las especies. Como resultado de la competencia, dos especies competidoras pueden excluirse mutuamente o coexistir en proporciones variables. El resultado de la competencia y la interferencia ejercida por una especie sobre otra puede variar a lo largo del tiempo debido al ajuste de cada población a la presencia de las otras.

Al igual que en la competencia intraespecífica, un rasgo muy frecuente de la competencia interespecífica es la asimetría, las consecuencias no son iguales para ambas especies. En la figura 6 se presenta un ejemplo de competencia asimétrica entre dos especies de *Typha*. En los experimentos con estas especies se pudo establecer que *T. latifolia* puede excluir a *T. angustifolia* de lagunas con aguas poco profundas, mientras que la distribución de *T. latifolia* no se ve afectada por la competencia de la otra especie.

La competencia por un recurso afecta a menudo la capacidad de explotar otros recursos. En el caso de dos especies vegetales que compiten por luz, la reducción de la intercepción de luz por sombreado de la competidora afectará su tasa de crecimiento radical y, consecuentemente su capacidad de usar recursos del suelo se verá afectada. Esto a su vez afectará el crecimiento de la parte aérea. Así, cuando las especies vegetales compiten las repercusiones fluyen en ambos sentidos entre raíces y tallos.

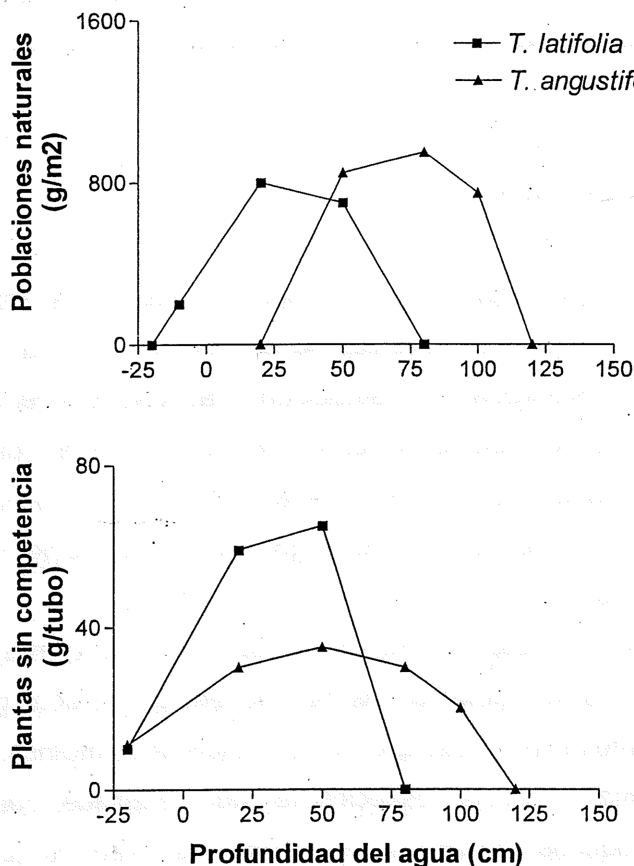


Figura 6. Competencia asimétrica entre especies de *Typha* (de Grace & Wetzel, 1982)

2.2.1. Modelo general de la competencia interespecífica

La competencia interespecífica puede dar lugar a la extinción local de uno de los competidores o a la coexistencia. En la extinción de un participante, el mejor competidor gana antes que el competidor inferior pueda ajustarse ecológicamente para lograr una coexistencia continuada. La coexistencia puede lograrse de varias maneras que serán tratadas en detalle más adelante. Por ejemplo, el competidor menos eficiente puede tener un refugio exclusivo. Adicionalmente, si las capacidades relativas cambian lo suficientemente rápido en el tiempo, ningún competidor podrá eliminar al otro.

Las interacciones de competencia son en detrimento de ambos competidores; en la teoría de la competencia este detrimento se expresa generalmente como una disminución de la

tasa de crecimiento de la población. Las ecuaciones generales de competencia especifican el efecto de los individuos ajenos en el crecimiento de una población. En una primera aproximación, el impacto de los individuos de una especie en el crecimiento de la población de otra especie puede expresarse como una modificación de la ecuación logística. La ecuación modificada, a menudo referida como la ecuación de competencia de Lotka-Volterra, toma la forma de:

$$dN_1/dt = r_{m1}\, N_1\, [(\,K_1 - N_1 - \alpha_{12}\, N_2)/K_1] \qquad (1)$$

$$dN_2/dt = r_{m2}\, N_2\, [(\,K_2 - N_2 - \alpha_{21}\, N_1)/K_2] \qquad (2)$$

donde dN_i significa el cambio en número de la especie "i", r_{mi}, es la tasa máxima de aumento de la especie i, y α_{ij} es el término de la competencia interespecífica.

El término de competencia interespeccífica, α_{12} es el efecto relativo de un individuo de la especie 2 sobre la tasa de crecimiento de la población de la especie 1, comparado con el impacto de un individuo de la especie 1 sobre la tasa de crecimiento de la población de la especie 1. Cuando α_{12} >1, un individuo de la especie 2 tiene más influencia en la tasa de crecimiento de la especie 1, que un individuo de la propia especie 1. Si un individuo de la especie 2 requiere dos veces más alimentos (o recursos en general) por unidad de tiempo, que un individuo de la especie 1, su impacto en K de la especie 1 determinada por el alimento será dos veces mayor que el impacto de un individuo de la especie 1.

Haciendo un gráfico similar al usado para presentar el modelo logístico, puede verse que el modelo general de competencia también supone una caída lineal en la tasa de crecimiento poblacional al aumentar la densidad de individuos de la propia especie, a lo que ahora se agrega el efecto de la densidad de la especie competidora (Fig. 7).

Si las dos poblaciones no compitieran, la situación de equilibrio se daría con las poblaciones en su capacidad de carga: es decir cuando $N_1=K_1$ y $N_2=K_2$. En el modelo de competencia , la situación de equilibrio entre N_1 y N_2 estará dada por:

$$r_i = dN_i/dt.1/N_i = 0$$

Como r_{mi} >0, y K_i >0, lo anterior equivale a:

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2 = 0$$
$$K_2 - N_2 - \alpha_{21}N_1 = 0$$

o sea despejando N_1 y N_2

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12}N_2 \qquad (3)$$

$$N_2 = K_2 - \alpha_{21}N_1 \qquad (4)$$

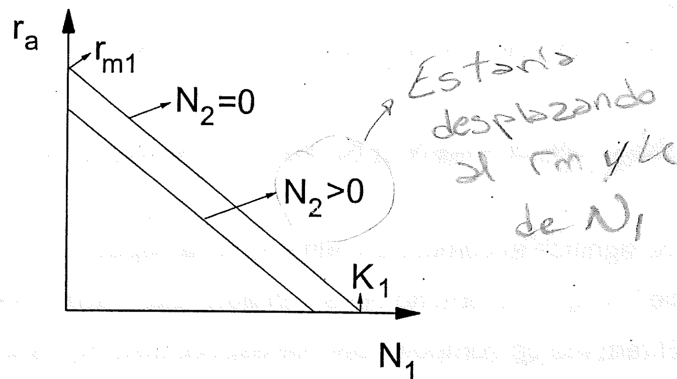


Figura 7. Variación de la tasa real de crecimiento per cápita de la especie 1 en el modelo de competencia (ver texto)

Graficando la recta definida por la ecuación (3) (Fig. 8) se obtiene lo que se conoce como la **isolínea de crecimiento cero** de la población 1, que representa el conjunto de condiciones bajo las cuales $dN_1/dt=0$. Nótese que la población 1 sólo puede mantenerse en su capacidad de carga si $N_2=0$.

Para la otra población puede graficarse la recta que representa $dN_2/dt=0$: allí las intersecciones con los ejes serán K_2 y K_2/α_{21}.

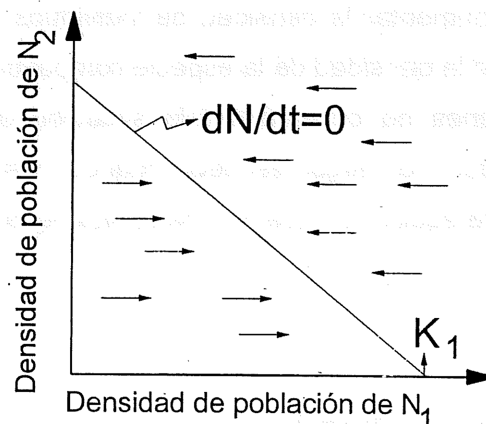


Figura 8. La recta representa todas las condiciones de equilibrio para la población 1. Por debajo de la misma, la población tiende a crecer y, por encima, a disminuir (adaptado de Pianka, 1982)

2.2.2. *Exclusión competitiva*

Del análisis de los modelos simples que hemos presentado, surge que las especies competidoras sólo pueden coexistir si difieren suficientemente entre sí, de modo que cada una de ellas se vea más afectada por su propia densidad que por la de la otra especie. Por ejemplo, la potencialidad de coexistir podría ser debida al carácter no compartido de un recurso, o bien a la presencia de dos recursos compartidos siendo cada una de las especies competitivamente superior para uno de los dos. La regla según la cual las especies que compiten totalmente no pueden coexistir indefinidamente se conoce como el principio de exclusión competitiva.

Ya que es altamente improbable que dos organismos sean exactamente iguales, el principio de exclusión competitiva parece encerrar una afirmación difícilmente refutable. El principio es útil, sin embargo, para destacar que dos especies con idénticos requerimientos no pueden vivir a la vez en un mismo lugar si se trata de un ambiente saturado. En muchos casos, el resultado de la competencia, y por lo tanto la posibilidad de coexistencia o no de dos especies, no depende solo de las capacidades competitivas de las especies. En general las condiciones ambientales no son constantes y las habilidades competitivas o las capacidades de carga varían en el tiempo y el espacio. Los sistemas no alcanzan necesariamente un equilibrio, y en muchas ocasiones no existe tiempo suficiente como para que se produzca la exclusión del competidor inferior.

2.2.3. *Consecuencias evolutivas de la competencia*

Una forma de reducir la competencia, dentro de la misma especie, es hacer bajar la demanda del recurso limitante. Esto puede conseguirse con una disminución de la densidad de la población, un aumento en la eficiencia individual, o el cambio a otros recursos. La población estará, entonces, por debajo de una capacidad de carga redefinida, al menos hasta que la población alcanza su nuevo valor K. El cambio a otros recursos depende principalmente de su disponibilidad para otras poblaciones. La expansión a otro recurso requiere que sea superabundante en relación a su utilización normal por otras especies, o que la especie en expansión sea un competidor superior. Los individuos de las especies que crecen en ambientes saturados por muchas especies que explotan el mismo tipo de recursos son, probablemente, incapaces de extender evolutivamente su ámbito de explotación, bajo el impacto de la competencia intraespecífica. El balance entre la competencia intraespecífica e interespecífica, sin embargo, desempeñará un papel importante en el proceso evolutivo (Fig. 9).

La **liberación de caracteres** representa una ampliación de la explotación de una especie en ausencia de competidores mejores. Una isla lo suficientemente apartada de tierra firme, o cualquier area insular con recursos, puede alcanzar un equilibrio con un número de especies inferior al número que podría abastecer si la inmigración no estuviera impedida por la distancia. Si el número de competidores potenciales, interespecíficos, se reduce, la variedad de recursos potencialmente explotables por población puede ser mayor en las islas que en tierra firme. Se ha demostrado que en la isla de Jamaica, los picos de ambos sexos de una especie de pájaro carpintero, son más distintos que los de muchas especies en el continente, que conviven con otras especies arborícoras. Un hecho parecido se cita para el pico picapinos *Dendrocopos borealis* de los bosques de coníferas en Florida. La hipótesis sobre este dimorfismo es que el ave extiende su área de explotación del alimento a medida que la población evoluciona en ausencia de competidores. Esta ampliación no debe estar necesariamente relacionada con el sexo.

Las poblaciones pueden estar formadas por una serie de individuos, cada uno de los cuales está especializado en pequeñas parcelas del conjunto global de recursos explotados. Varias especies de aves europeas tienen un ancho parecido de pico, tanto en las poblaciones insulares como continentales, pero la variabilidad del pico en las islas es mayor que la de las poblaciones continentales. Si una forma particular de pico se especializa en explotar eficientemente un grupo de recursos más restringido, las poblaciones de las islas pueden estar construidas por múltiples especialistas en vez de generalistas.

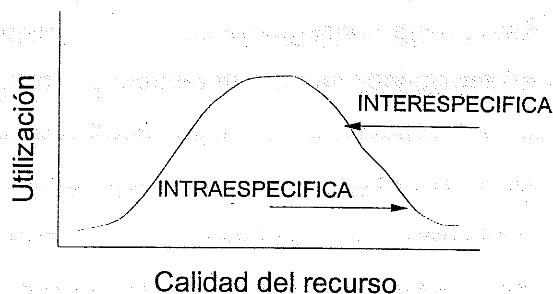


Figura 9. Representación de los resultados producidos por la competencia intra e interespecífica sobre el fenotipo de una población (de MacNaughton & Wolf, 1989)

3. Depredación

Definimos la depredación en términos de uso de los individuos (las presas) como fuente de alimentos para otros individuos (los depredadores). Esta interacción tiene un efecto negativo sobre el crecimiento potencial de la presa, mientras que el alimento que ésta representa, se traduce, por lo común, en un efecto positivo en el crecimiento de la población del depredador. La **herbivoría**, el uso de plantas como alimento por los animales, comprende un rango de situaciones que van desde la depredación estricta (ej. el consumo de semillas) hasta otras en que los individuos de la "presa" son consumidos solo parcialmente (ej. un grupo de hojas).

3.1. Modelos de depredación

3.1.1. La presa sólo se ve afectada por la depredación

El modelo más simple de depredación considera que el crecimiento potencial de la población de la presa P se encuentra solamente limitado por el efecto ejercido por la población del depredador D:

$$dP/dt = r_m P - k_1 DP \qquad (5)$$

Esta ecuación puede reescribirse de modo de obtener el modelo general dado por la ecuación (6) del capítulo anterior:

$$dN/dt = r_a N$$

es decir:

$$dP/dt = (r_{mP} - k_1 D) P \qquad (6)$$

siendo:

$$r_a = r_{mP} - k_1 D \qquad (7)$$

De acuerdo con este modelo, la tasa de crecimiento real per cápita de la presa (P) decrece linealmente al aumentar el tamaño de la población del depredador (D). La constante $\mathbf{k_1}$ se denomina **tasa de depredación** y representa la proporción de la población presa que es consumida por depredador y por unidad de tiempo.

La tasa de crecimiento de la población del depredador puede describirse en función de la eficacia de cada depredador y de la tasa de mortalidad del depredador:

$$dD/dt = k_2 D P - k_3 D \qquad (8)$$

Si $k_2 . P > k_3 \Rightarrow$ Población del depredador crece exponencialmente

donde $\mathbf{k_2}$ es la **capacidad del depredador de transformar las presas en más individuos depredadores** (que dependerá entre otras cosas del tamaño de cada individuo presa en relación a los individuos depredadores, y de las eficiencias digestivas y reproductivas del depredador) , y $\mathbf{k_3}$ es la **tasa de mortalidad del depredador**.

Haciendo un ejercicio análogo al anterior, puede verse que:

$$dD/dt = (k_2P-k_3)\, D$$

La tasa real de crecimiento per cápita del depredador (r_a) crece linealmente en función de la disponibilidad de presas y, para una disponibilidad de presas dada por encima de determinado umbral (en que $k_2P>k_3$), la población del depredador aumentará exponencialmente. Esto último significa que, en el plano determinado por P y D, la isolínea de crecimiento cero del depredador (dD/dt=0) será una recta paralela al eje D, que corta al eje P en $P=k_3/k_2$.

La isolínea dP/dt=0 también es una recta (ver ecuaciones (6) y (7)), pero en este caso, paralela al eje P, ya que está determinada por el tamaño de la población *depredadora* por debajo del cual la presa presenta una tasa de crecimiento real mayor que cero ($D=r_{mP}/k_1$). En la figura 10 se observa que a la izquierda de la isolínea del depredador (línea vertical), la densidad del mismo tiende a decrecer, mientras que a la derecha tiende a aumentar. Por otra parte, por encima de la isolínea de la presa (línea horizontal) la densidad de la presa tiende a decrecer y por debajo tiende a crecer.

Utilizando la suma de vectores, se deduce que la trayectoria de un par de poblaciones presa-depredador será circular. Dicha trayectoria implica que ambas poblaciones oscilan desfasadas en función del tiempo.

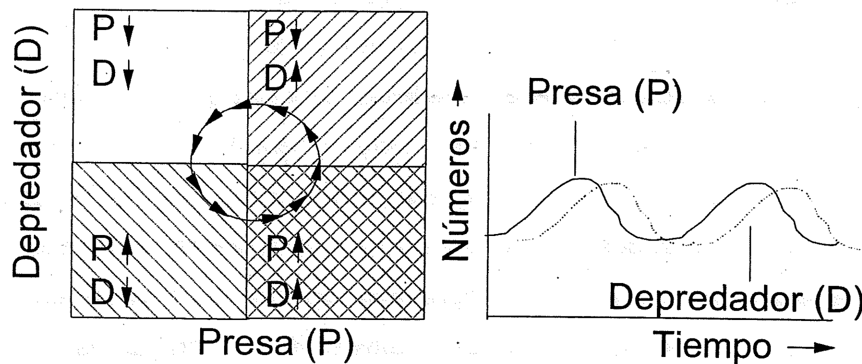


Figura 10. Relación entre las densidades del depredador y la presa y de ambas respecto del tiempo (de Wilson & Bossert, 1971)

3.1.2. La presa se ve afectada por la predación y por la competencia intraespecífica

Si bien menos elegante desde el punto de vista matemático, el modelo descripto se puede hacer más aproximado a la realidad incorporando el efecto de la **competencia intraespecífica** sobre el crecimiento de la **población presa**. A tal efecto se reemplaza el primer término de la ecuación (5) (r_{mP}, correspondiente al modelo exponencial) por la expresión correspondiente al modelo logístico. La ecuación resultante es:

$$dP/dt = r_m P\ (1-(P/K))-k_1 DP$$

Según este modelo la población de la presa aumentará con mayor rapidez cuando ambas poblaciones sean pequeñas ya que es en ese punto cuando el efecto negativo de los depredadores (valor pequeño de D) y de la competencia intraespecífica (P/K tiende a 0) son menores. La tasa de crecimiento por individuo del depredador será máxima cuando la densidad de la presa alcance su máximo. Cuando P es máximo, k_2P-k_3 será también máximo, pues k_2 y k_3 son consideradas constantes, y por lo tanto, la tasa de crecimiento del depredador alcanzará su máximo valor (ecuación 8).

Al combinar las ecuaciones es posible que la tasa de crecimiento de la población presa sea negativa a altas densidades de la presa (población en descenso). Pero la población del depredador puede todavía crecer mientras la población de la presa sea suficientemente grande. Según la ecuación, la densidad de la presa debe ser lo suficientemente grande como para que la tasa de natalidad del depredador exceda la tasa de mortalidad. Una vez que la población cae debajo de este límite, la población del depredador caerá incluso cuando la población de la presa vuelva a crecer. En ambos casos, hay un tiempo que separa la respuesta del depredador y la de la población de la presa, generándose unas oscilaciones temporales, inherentes a la población de la presa y del depredador (Fig. 10) y representadas por las constantes de la ecuación. La forma de la curva depende de los valores relativos de las constantes y de los tamaños iniciales de la población, pudiendo ocurrir que ambas poblaciones coexistan indefinidamente (tanto con tamaños constantes para ambas como oscilando siempre dentro de un mismo ciclo como el presentado en la figura 10), que se extinga el depredador o que se extinga la presa. Obviamente en este caso, rápidamente se extinguirá el depredador.

3.1.3. La tasa de ataque del depredador varía con la densidad de la presa

Las respuestas de los depredadores al cambio de densidad de las presas vistas hasta el momento son de tipo **numérico**, es decir que la población del depredador cambia siguiendo los cambios de densidad de la presa, pero la tasa de ataque, por depredador, permanece constante, tal como se supone en las ecuaciones presentadas más arriba. Sin embargo, en muchos casos ocurre que cada individuo depredador cambia su tasa de ataque a medida que la densidad de la presa varía, lo que se conoce como respuesta **funcional,** denotando que k_1 no es constante. Los dos tipos de respuesta pueden ocurrir separada o simultáneamente. La respuesta funcional de los depredadores se puede incorporar a los modelos arriba presentados según expresiones como la siguiente:

$$dP/dt = r_{mP}\,(1-P/K)-k_1(f\,(P))\,DP \qquad (11)$$

3.2 Determinantes de la preferencia del depredador

En esta sección discutiremos algunos aspectos evolutivos de la depredación que

influyen en la preferencia por determinados alimentos. Aunque se discute cada factor por separado, se debe tener en cuenta que los métodos usados por el depredador para optimizar la eficiencia de alimentación en relación a otros requerimientos de tiempo y energía conducen a un compromiso evolutivo entre el conjunto de factores tratado.

3.2.1. Eficiencia energética

Un comportamiento de alimentación efectivo requiere que el consumo total de energía exceda la energía invertida en obtener el alimento, y parte de energía quede para el mantenimiento y gastos de reproducción. El consumo neto de energía, o la diferencia entre la energía total consumida y la invertida, depende de la cantidad de tiempo invertido en el comportamiento de alimentación, el costo energético de este comportamiento y la energía asimilada del alimento. Las primeras dos variables reflejan la probabilidad de encuentro y captura de la presa, como función del tiempo que se utiliza buscando el alimento. Estas variables reflejan también el hecho de que las distintas técnicas de alimentación necesitan diferentes cantidades de energía. En el mismo intervalo, un depredador gastará menos energía andando que corriendo, pero cubrirá menos distancia. El tiempo y la energía necesarios para capturar las presas avistadas depende de la capacidad de huída de éstas. El retorno energético para el depredador será máximo al alcanzarse un equilibrio entre los costos de las diferentes técnicas de alimentación y el tiempo total aplicado en cada técnica para encontrar, capturar e ingerir las presas de un cierto contenido energético.

3.2.2. Calidad del alimento

La calidad del alimento puede ser medida en términos de los recursos totales disponibles para el depredador, la dificultad de obtener el recurso o los tipos de materiales obtenidos a partir del alimento. En esta sección examinamos la influencia de este último.

Los grandes ungulados de Africa oriental muestran un tipo característico de alimentación. En determinados momentos del año, cuando el alimento escasea, el principal problema para cada ungulado es extraer la proteína suficiente del alimento vegetal disponible. El aparato digestivo de los ungulados rumiantes, como el ñu (*Connochaetes taurinus*), la gacela de Thomson (*Gazella thomsoni*) y el topi (*Damaliscus korrigum*), puede extraer una proporción elevada de la proteína de los tejidos de las plantas, pero necesita bastante tiempo para procesar el alimento. La cebra (*Equus burchelli*), no rumiante, extrae, proporcionalmente,

menos proteína que los rumiantes por unidad de tiempo, pero puede procesar más alimento total por unidad de tiempo. Si, por unidad de tiempo, pasa por el animal no rumiante la proteína suficiente, puede obtener más proteína por unidad de tiempo que el rumiante. Cuando el contenido calórico y proteico es pequeño, presumiblemente los rumiantes estarán mejor adaptados que los no-rumiantes. Las diferencias características de los procesos digestivos, junto con las diferencias en el contenido de proteína de los órganos vegetales, han dado lugar a la evolución de distintos comportamientos alimentarios en cada especie.

3.2.3. Competencia con otros depredadores

La densidad de alimento necesario no sólo depende de la acción de una especie de depredador, como hemos visto en secciones anteriores, sino también de las necesidades de otras especies coexistentes que pueden estar tomando o intentando tomar las mismas presas. Una fuente de alimento muy abundante unida a un gran número de otros depredadores puede representar una disponibilidad de alimento relativamente baja. La estrategia global del depredador debe tomar en consideración posibles pérdidas debidas a otros depredadores, y posibles restricciones de disponibilidad de alimento debido a las interacciones de comportamiento con otros depredadores.

3.2.4. Densidad relativa de diferentes presas

Frecuentemente los depredadores cambian sus preferencias entre dos tipos de presas, cuando la densidad relativa de una de ellas varía. Para estudiar si los depredadores cambian sus preferencias, y si ello es así, en que condiciones, se diseñaron experimentos de forma que el problema se exponía en términos de abundancias relativas de la presa, más que en densidades absolutas. En general, si aparece un cambio en la preferencia con la densidad, una presa rara estará infrarepresentada en la dieta relativa, y una presa común estará sobrerepresentada, en relación a las proporciones esperadas. Para calcular las proporciones esperadas, se supone que cada presa-unidad se captura en la proporción en que se encuentra (Fig.11, recta punteada). El depredador, sin embargo, puede mostrar una fuerte preferencia por una de las presas (Fig. 11, línea llena). Los depredadores pueden a su vez variar la preferencia por una presa con la densidad de estas (Fig. 11, curvas llena y punteada).

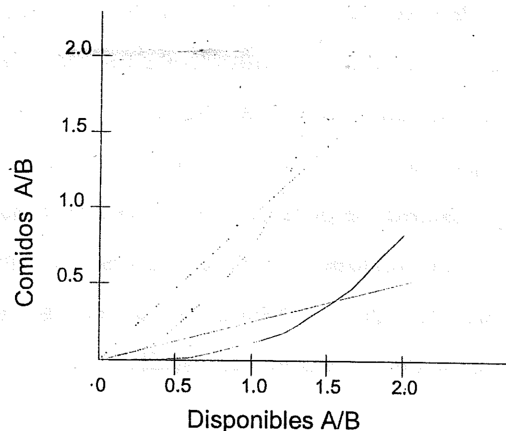


Figura 11. Relaciones entre la proporción de presas consumidas y disponibles (A/B) para distintos grados de preferencia del depredador (de Murdoch y Oaten, 1975)

3.3. Un ejemplo de aplicación

En la estepa patagónica, sometida a pastoreo ovino, se analizaron los cambios en la frecuencia de matas comidas de 3 especies dominantes de pastos: *Poa ligularis, Festuca pallescens* y *Stipa speciosa* a lo largo del año en sitios cuya presión de pastoreo era conocida (Paruelo, Golluscio y Deregibus, 1993). En los tres casos se encontró una respuesta de saturación de la frecuencia de matas comidas a la presión de pastoreo, alcanzándose el plateau para cada especie a presiones de pastoreo menores, cuanto mayor la calidad de la especie, medida como el cociente entre su contenido de proteína bruta y el de fibra (Fig.12). Se encontró además que en las condiciones del experimento las ovejas no podían, en promedio, defoliar más que el 48 % de las matas de *Stipa speciosa*; en cambio sí podían llegar a defoliar el 100 % de las matas de las otras dos especies de mayor calidad.

Experimentos posteriores demostraron que era posible provocar un consumo del 60 % de las matas de *S. speciosa* mediante del suministro de suplementos a base de urea, que promueven la actividad de las bacterias del rumen aumentando la digestibilidad del forraje de baja calidad (Golluscio y otros, 1998). En el caso de *S. speciosa,* el principal determinante de la frecuencia de matas comidas fue la cobertura de *Festuca pallescens*, un recurso de mayor calidad. En cambio, tanto en el caso de *Poa* como en el de *Festuca*, la frecuencia de matas comidas dependió marcadamente de la época el año considerada. En ambos casos, a una

dada presión de pastoreo, la frecuencia de matas comidas resultó mayor en invierno que en verano. Esto se debería a que el tenor de proteína bruta es mayor en invierno y además a que en verano existen otras especies de alta calidad (particularmente hierbas y arbustos).

Aplicando los modelos teóricos antes empleados, estos resultados sugieren que la tasa de ataque de las ovejas respecto de las diferentes especies depende en gran medida de la calidad de las mismas. Otra importante fuente de variación de la tasa de ataque es la disponibilidad de otras presas: a igualdad de presión de pastoreo la tasa de ataque respecto de una misma presa varió según la disponibilidad de otras presas de mayor calidad. En la Tabla se consignan los valores de pared celular y proteína bruta de las tres especies (se trata de promedios anuales calculados a partir de Somlo et al., 1985).

ESPECIE	PROTEINA BRUTA	PARED CELULAR NO DIGESTIBLE	PROTEINA/PARED CELULAR
Poa ligularis	5	26.8	0.19
Festuca pallescens	4.7	26.1	0.18
Stipa speciosa	5.3	32.5	0.16

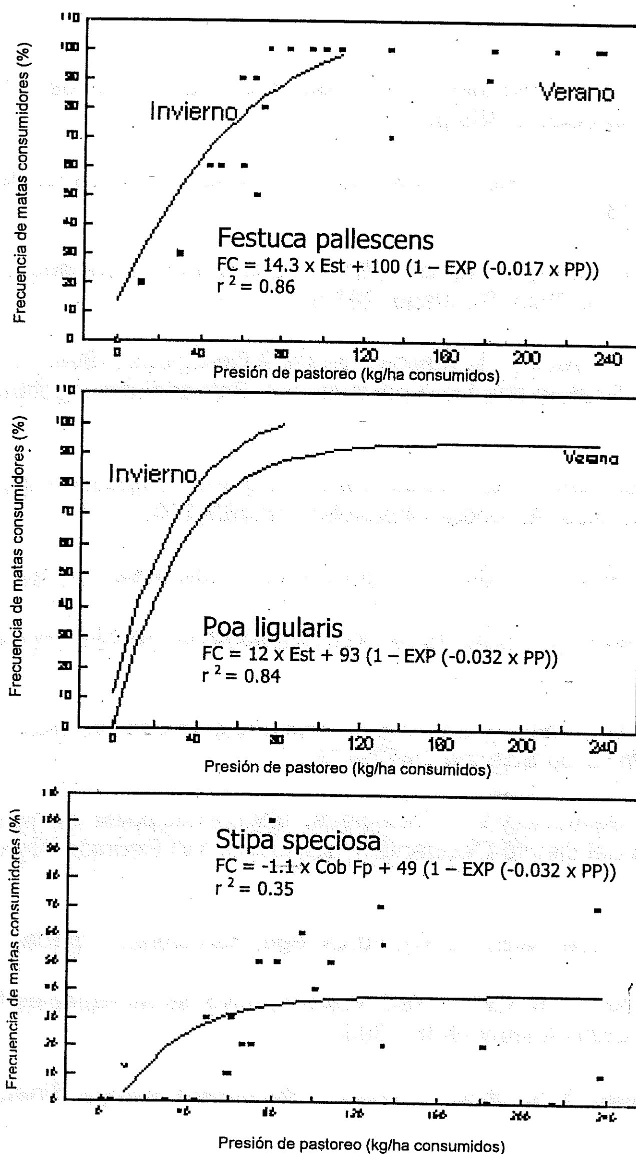


Figura 12. Frecuencia de matas comidas de los tres pastos dominantes de la estepa patagónica en función de la presión de pastoreo a que fueron sometidos. Se grafica una curva para el invierno y otra para el verano.

Bibliografía

Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1989. Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. Ediciones Omega. Barcelona. 886 p.

Bellows, T.S. Jr. 1981. The descriptives properties of some models for density dependence. Journal of Animal Ecology 50:139-156.

Fuentes Q., E. 1989. Ecología: Introducción a la teoría de Poblaciones y Comunidades. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago. 281 p.

Golluscio, R.A., J.M. Paruelo, J.L. Mercau, and V.A.Deregibus. 1998. Urea supplementation effects on low-quality forage utilisation and lamb production in Patagonian rangelands. Grass and Forage Science 53: en prensa.

Grace, J.B. y Wetzel, R.G. 1982. Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (Typha): experimental field studies. American Naturalist 118:463-474.

McNaughton, S.J. y Wolf, L. 1984. Ecología General. Ediciones Omega. 713 p.

Murdoch, W.W. y Oaten A. 1975. Predation and population stability. Advances in Ecological Research. 9:1-131.

Obeid, M., MAchin, D. y Harper, J.L.. 1967. Influence of density on plant to plant variations in fiber flax, Linum usitatissimum. Crop Science 7:471-473.

Paruelo, J.M., R.A. Golluscio y V.A. Deregibus. 1993. Principales controles de la selectividad de los ovinos en la estepa del distrito Occidental Patagónico. XVI Reunión Argentina de Ecología. Puerto Madryn.

Pianka, E.R.. 1982. Ecologia Evolutiva. Ed.Omega, Barcelona, España.

Somlo, R., C. Durañona y R. Ortiz. 1985. Valor nutritivo de las especies forrajeras patagónicas. Revista Argentina de Producción Animal. 9:589-605.

Wilson E.O. y Bossert, W.H. 1971. A Primer of Population Biology. Sinauer, Stamford, Conn.

INTERACCIONES INTERESPECIFICAS

PROBLEMAS

1. Como parte de una serie de estudios sobre la competencia intraespecífica en poblaciones vegetales, se postula como hipótesis que la competencia por luz es predominantemente asimétrica y la competencia por los recursos del suelo es predominantemente simétrica. En la figura se muestran los resultados de un experimento realizado con una enredadera (Ipomea tricolor) para poner a prueba ese modelo.

a) Indique si los resultados apoyan la hipótesis original. Explique.

b) ¿Qué otra(s) conclusión(es) acerca de la competencia entre las plantas se puede(n) extraer del experimento?

c) ¿Cuáles son las consecuencias de la competencia intraespecífica vs. la interespecífica, en términos de la evolución de los nichos ecológicos de las poblaciones?

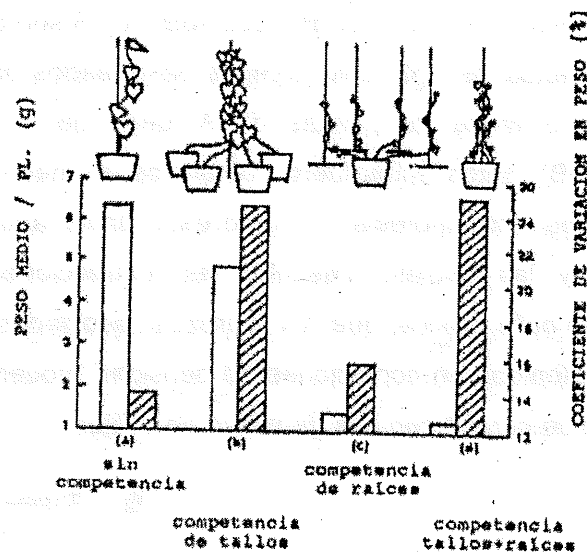
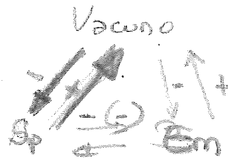
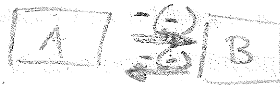


Fig 1. Resultados del experimento de competencia con I. tricolor. El peso seco promedio (barras vacías) fue significativamente diferente entre tratamientos, excepto entre c y d. El coeficiente de variación del peso medio por planta (CV = desvío/media x 100; barras rayadas) mostró diferencias significativas entre a-c vs. b-d.

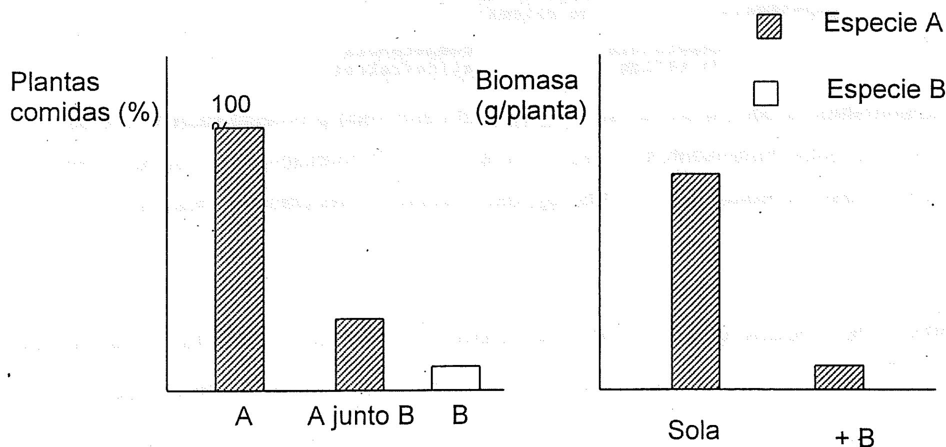
2. Plantee un sistema de ecuaciones que describa el efecto de las interacciones interespecíficas sobre cada una de las poblaciones de un sistema integrado por una leguminosa muy consumida por el ganado, una compuesta muy poco consumida y ganado vacuno. Explique cada uno de los términos y factores de su sistema de ecuaciones.



3. Después de la introducción del ganado vacuno en los pastizales del sur de San Luis, disminuyó la densidad de *Sorghastrum pellitum* y aumentó la densidad de *Elyonurus muticus*. Estas dos especies de gramíneas son nativas de la región y, mientras la primera es preferida por el ganado, la segunda es sólo raramente consumida. Proponga un esquema de cajas y flechas de las interacciones entre las dos especies de gramíneas en presencia y ausencia de los vacunos. Con cajas represente a las especies y con flechas las interacciones. Utilice el esquema explicar los cambios ocurridos en la comunidad vegetal. Justifique su respuesta.



4. Una ecóloga trabaja con especies de pastos patagónicos que crecen en pastizales utilizados en ganadería ovina. Algunos de los resultados conseguidos hasta el momento se muestran en los siguientes gráficos. En el gráfico de la izquierda se representa la proporción de plantas con signos de haber sido pastoreada para tres casos: cuando A crece sola, cuando A crece muy junto a B, y cuando B crece sola. A y B son pastos. Estos datos fueron conseguidos en transectas de 100 m en campos pastoreados por ovejas. El gráfico de la derecha presenta la biomasa de plantas de A luego de 5 meses de crecer sola o acompañada por B (+B). Estos datos fueron obtenidos en macetas de 20 litros. Interprete los gráficos y proponga una hipótesis de cómo esta funcionando el sistema (comunidad) formado por A, B y las ovejas. Describa las interacciones interespecíficas. ¿Qué argumentos encuentra para explicar que A y B crezcan asociadas? Los datos del gráfico de la izquierda fueron obtenidos en condiciones de densidad moderada. Proponga resultados esperados en el caso de campo con alta densidad de ovejas.



CAPÍTULO 6
LAS COMUNIDADES BIÓTICAS

1. Introducción

En la práctica agronómica muchos problemas se presentan de tal forma que su análisis implica conocer las propiedades y el funcionamiento de sistemas biológicos integrados por un número más o menos grande de especies. Tal es el caso del manejo de praderas utilizadas para pastoreo, el manejo de cultivos pasibles de ser invadidos por malezas, el aprovechamiento de bosques naturales, o el uso de matorrales para explotación ganadera.

La existencia de diferentes poblaciones interactuando entre sí y con el ambiente físico que comparten, determina la aparición de propiedades y funcionamientos diferentes a las que exhibiría cada una de esas poblaciones si utilizara ese mismo ambiente en forma individual. Las relaciones complejas que establecen las poblaciones de diferentes especies entre sí y con el medio físico que habitan determinan la existencia de las **comunidades bióticas**.

En un cultivo de sorgo granífero encontraremos otras especies vegetales, como el chamico (*Datura ferox*), la verdolaga (*Portulaca oleracea*) y el sorgo de alepo *(Sorghum halepense*), y también distintas especies de mamíferos (roedores), aves, artrópodos (miriápodos, insectos), hongos, bacterias, etc. Todo este sistema constituye una comunidad biótica. Si hacemos referencia solamente a las propiedades y funcionamiento de la mezcla de poblaciones vegetales de un área, hablaremos de una comunidad vegetal. También podemos definir una comunidad en función del hábitat y del taxón que nos interesa, por ej. los peces de una laguna, o a partir de una forma particular de alimentación, por ej. todos los animales comedores de semillas en un desierto (insectos, roedores, aves). En todos los casos, la comunidad representa la integración de organismos con diferentes requerimientos, tolerancias y formas de interactuar con el ambiente biótico y abiótico.

2. Causas de la existencia de la comunidad

Como ya hemos visto, una comunidad es un conjunto de poblaciones con una determinada ubicación en el espacio y el tiempo que, debido a las interacciones entre las especies y de éstas con el medio, da lugar a la aparición de propiedades y funciones diferentes

de las que pueden percibirse en las poblaciones tomadas individualmente. A continuación discutiremos los fenómenos que determinan esas nuevas propiedades y funciones.

a) Relaciones de las poblaciones con el ambiente abiótico

Las poblaciones que componen una comunidad utilizan diferencialmente los diversos recursos disponibles en un área. Las distintas poblaciones tienen posibilidades ecológicas peculiares, derivadas de su dotación génica particular. Cada especie posee:

(1) requerimientos definidos en relación con diversos factores y procesos;

(2) una **amplitud ecológica** determinada, es decir, una potencialidad característica para crecer dentro de un rango definido de condiciones del ambiente (tolerancias);

(3) una particular **capacidad para utilizar los recursos**, lo cual le confiere la posibilidad de éxito ecológico, es decir, de sobrevivir y reproducirse en ese área.

Estos tres atributos están relacionados con distintos aspectos del nicho fundamental de la especie. Los requerimientos, constituyen los ejes que definen el hipervolumen del nicho, mientras que la amplitud ecológica, representa los límites de los rangos de tolerancia de la especie sobre cada uno de esos ejes (factores) ambientales. En el modelo de nicho, la capacidad de utilizar los recursos se traduce en la eficacia biológica (aptitud) de la especie en cada una de las situaciones incluídas en el nicho.

Los requerimientos definidos se refieren a cualquiera de los variados factores del habitat: nutrientes, agua, temperatura, intensidad y calidad de luz, concentración de CO_2 (aire y suelo), duración del fotoperíodo, que afectan el crecimiento y la reproducción de los individuos de una población. Las necesidades relativas a un mismo factor varían según la etapa ontogénica del individuo, de modo que la utilización de los recursos varía a lo largo del año. Las diferencias en el aprovechamiento de los recursos en el tiempo permitirán que una especie pueda utilizar un factor, sin competir por él con otra especie. La temperatura óptima para la germinación suele ser diferente para cada especie y a su vez puede ser diferente de la temperatura óptima para la máxima expansión foliar o para el desbloqueo de yemas.

Los requerimientos que posee una población en la naturaleza, donde convive con otras poblaciones, suelen ser marcadamente diferentes a los que tendría viviendo aislada. Por lo tanto, es prácticamente imposible sacar conclusiones acerca de los requerimientos de la

población viviendo en comunidad, si el estudio se realiza en forma aislada. Esto nos lleva a considerar la existencia de un **óptimo ecológico** diferente al **fisiológico**, debido a que un individuo en la naturaleza modifica el medio y es, a su vez, modificado por las interacciones que establece con otros individuos de la misma población y de otras poblaciones. En un experimento llevado a cabo en Hohenheim (Alemania), se sembraron cuatro especies de pastos en poblaciones puras y en mezclas de las cuatro poblaciones, en parcelas de 10 m de largo. La napa de agua de las parcelas se encontraba a profundidad constantemente decreciente, desde 1,5 m en un extremo hasta llegar a la superficie en el otro extremo (Fig. 1). Los cuatro pastos usados fueron, *Bromus erectus, Arrhenatherum elatius, Dactylis glomerata* y *Alopecurus pratensis*. El primero es característico de los prados más secos de Europa Central, el segundo y el tercero de los prados semihúmedos y el cuarto de los prados francamente húmedos. En las parcelas puras todos mostraron el máximo de crecimiento y producción en la parte central (Fig. 1). En la parcela con la mezcla, *Arrhenatherum* demostró ser el de mayor capacidad competitiva, con un óptimo en el centro; *Dactylis* se mostró indiferente; *Bromus* sólo perduró en el extremo seco y *Alopecurus* sólo en el húmedo (Fig. 1).

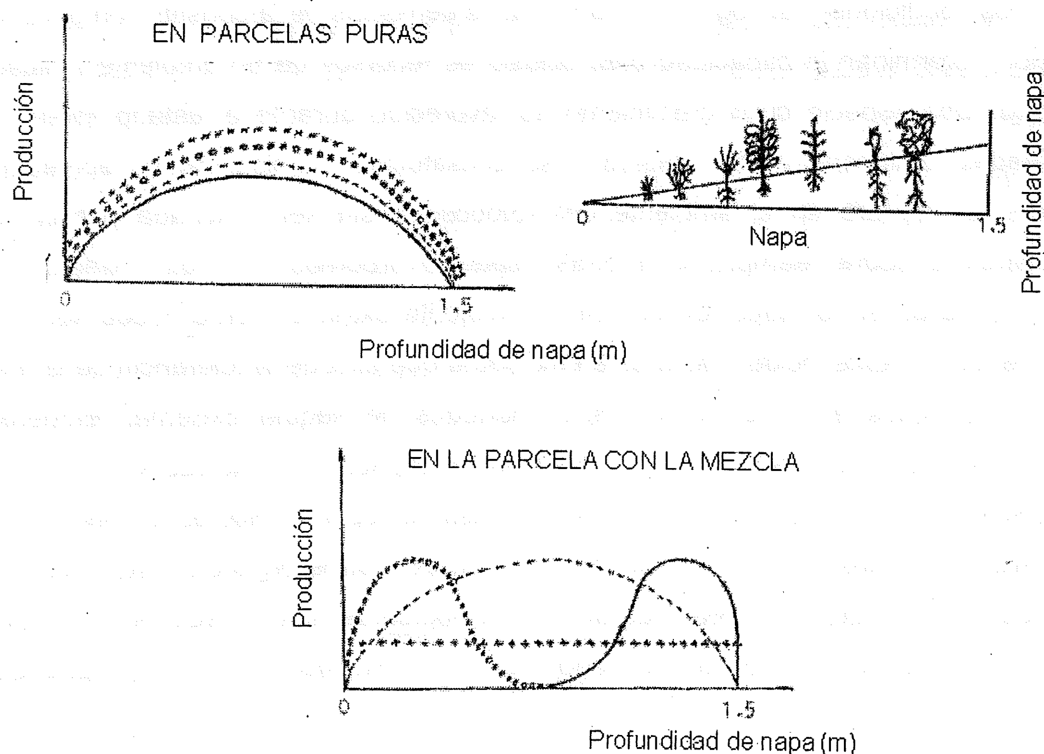


Fig. 1. Producción de cuatro especies sembradas en parcelas puras y mezcladas, en función de la profundidad de la napa freática. *Arrhenatherum elatius* (---), *Bromus erectus* (——), *Alopecurus pratensis* (....) y *Dactylis glomerata* (+++).

La amplitud ecológica de una población se manifiesta en el rango de condiciones que es capaz de tolerar. La amplitud puede ser muy grande frente a un factor y muy pequeña frente a otro. El grado de amplitud ecológica de una especie se relaciona con la riqueza de **ecotipos** o razas geográficas que posea, y con la plasticidad de cada uno de ellos. Una gran abundancia de ecotipos da a la especie la posibilidad de adaptación diferencial a una gama de condiciones ecológicas. Cualquier potrero de la región ganadera de Buenos Aires, con cierta variación en el relieve, mostrará especies con muy distinto grado de amplitud ecológica. *Lolium multiflorum* vive en lugares cuyas condiciones, en cuanto a características de suelo, relieve, profundidad de la napa, etc. pueden ser muy variadas. Lo mismo ocurre con *Paspalum dilatatum. Stipa hyalina*, en cambio, está ligada a ambientes menos variados, *Alternanthera philoxeroides* menos aún y *Amphibromus scabrivalbis* y *Glyceria multiflora* sólo se encuentran en microambientes de características ecológicas bien precisas. Hay especies, *Pinus silvestris* por ejemplo, que son capaces de desarrollar sin dificultad en ambientes tan contrastados como los correspondientes a suelos esqueléticos (calcáreos) en climas con pocas precipitaciones, suelos aluvionales en climas húmedos o viejas turberas con suelos ácidos y saturados de agua.

Las condiciones fisiológicas y morfológicas derivadas de la constitución genética de una población determinan la capacidad para utilizar los recursos de un ambiente y alcanzar éxito ecológico. Una especie cuyo crecimiento es favorecido durante el estado juvenil por bajas intensidades luminosas y que, debido a su constitución química, no es apetecida por los animales, prosperará en el ambiente del sotobosque sin ser eliminada por el pastoreo y eventualmente podrá reemplazar a otras especies arbóreas que los animales consumen cuando se hallan en la etapa juvenil. En un ambiente extremo, como puede ser un médano, donde periódicamente inciden factores en magnitud que excede la tolerancia de la mayor parte de los organismos en crecimiento activo (períodos de sequía extrema, temperatura muy elevada en la superficie del suelo), las poblaciones capaces de colonizarlos son aquellas que crecen activamente en períodos en los que el stress hídrico y térmico es mínimo y luego entran en dormición (plantas anuales, o plantas con rizomas u otros órganos reservantes). En todos los casos, es importante recordar que el éxito ecológico de una especie en un lugar dado, es relativo al contexto biótico determinado por la comunidad. Esto es, depende de las interacciones establecidas con otras especies.

b) Relaciones entre las poblaciones

Distintos tipos de interacción modifican, directa o indirectamente, la capacidad de las especies de utilizar los recursos.

Las distintas poblaciones que comparten un habitat también interactúan entre sí, constituyendo cada una de ellas parte del ambiente en el que las otras viven. En capítulos anteriores, hemos considerado algunas relaciones interespecíficas, como la competencia, la depredación y la herbivoría. Las diferentes formas de interacción están relacionadas directa o indirectamente con la modificación de la capacidad de las especies de utilizar los recursos del ambiente.

Un ejemplo de este hecho lo tenemos en un alfalfar. Las plantas de alfalfa suelen relacionarse con un microorganismo en el suelo, *Rhizobium leguminosarum*. Con esta relación interespecífica ambas especies se ven favorecidas, ya que *Rhizobium* suministra hidratos de carbono a la bacteria y ésta provee de sustancias nitrogenadas a la alfalfa. Por otro lado, el cultivo de alfalfa en estas condiciones se encuentra en una posición favorable para competir con las malezas, ya que al tener un suministro extra de nitrógeno podrá tener un mayor ritmo de crecimiento.

Podemos analizar también las relaciones entre la cuscuta y la alfalfa y el modo en que se modifica para cada especie la capacidad de utilizar los recursos del ambiente. La alfalfa produce fotosintatos que son en parte consumidos por la cuscuta que la parasita. De esta manera la cantidad de azúcares que estará a disposición de las raíces y de *Rhizobium* es menor, y se modifica la capacidad de utilización de los recursos por cada una de las especies involucradas.

Otro ejemplo similar sería el caso de un cultivo de centeno (*Secale cereale*) consociado con vicia (*Vicia* sp.). Esta última especie es una leguminosa con capacidad de fijación de nitrógeno en forma simbiótica con *Rhizobium*. Los compuestos nitrogenados así formados se incorporan al suelo y son asimilados por el centeno, determinando una mayor producción de éste. La vicia puede crecer erguida apoyada sobre las plantas de centeno con lo cual se modifica su capacidad de utilización del factor radiación.

3. Relaciones espaciales de las especies

De acuerdo con lo discutido, la aparición conjunta de diferentes especies en un mismo sito puede deberse a que los requerimientos y tolerancias de las especies coinciden y/o porque ocurren interacciones interespecíficas que determinan dicha asociación. Como resultado de la

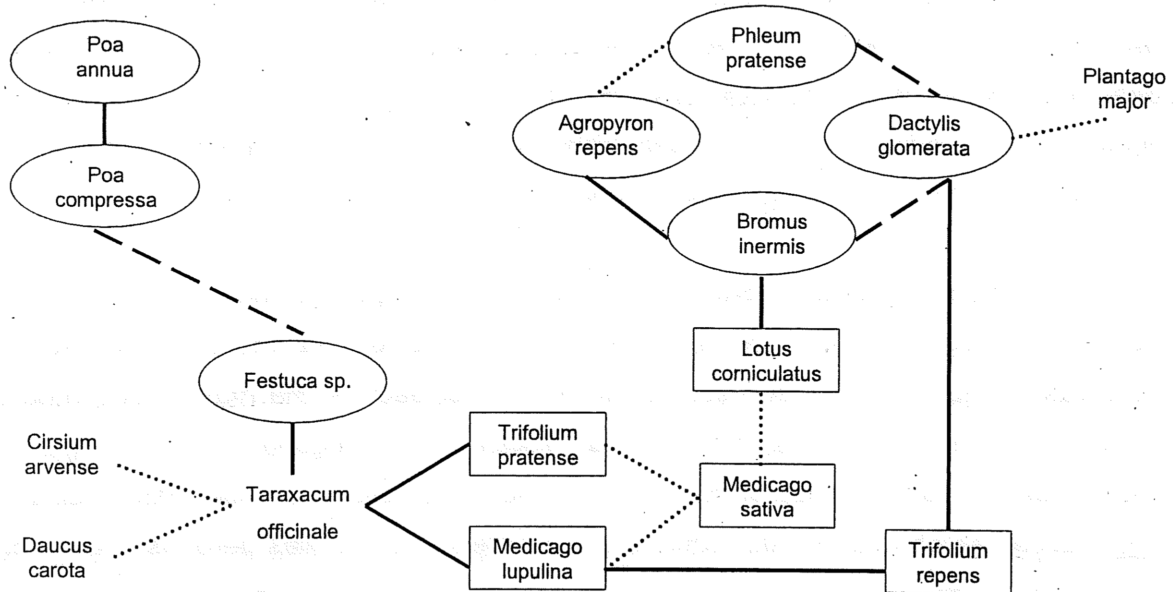
Por lo tanto, factores bióticos y abióticos determinan la agrupación espacial

acción combinada de los factores abióticos y bióticos sobre los individuos, las poblaciones adoptan diferentes formas de agruparse en el espacio de una comunidad. Nos podemos preguntar entonces: ¿en qué medida los individuos de una especie tienden a estar agrupados entre sí o a tener como vecinos individuos de una u otra especie?, y además, ¿cuál es la importancia relativa del hábitat y de las interacciones bióticas como determinantes del diseño espacial observado?

En pasturas sembradas en Ontario, Canada, Turkington et al. (1977) obtuvieron datos sobre las relaciones de vecindad entre plantas, para determinar si había patrones locales consistentes de asociación y segregación entre especies. Allí midieron cuáles eran las especies que aparecían con mayor frecuencia más cerca de otras. También tomaron muestras de suelo en contacto con las raíces de las seis especies principales, con el objeto de averiguar si la variación de las propiedades del suelo estaba relacionada con la forma de distribución de las plantas. En la pradera aparecieron numerosas asociaciones negativas y positivas de vecindad entre las especies (Fig. 2).

La mayoría de las gramíneas estaban asociadas negativamente con otras gramíneas. Ningún par de especies de leguminosas estaban asociadas positivamente, sino que la mayoría estaban asociadas negativamente. Cada una de las leguminosas estaba asociada positivamente con, al menos, una gramínea, pero no existían dos leguminosas que tuviesen el mismo tipo de asociación con una gramínea. El trébol blanco (Trifolium repens) tendía a estar asociado positivamente con numerosas especies; Turkington et al. (1977) lo caracterizaron como un "vecino deseable". Otra leguminosa, la alfalfa (Medicago sativa), estaba asociada negativamente con otras tres leguminosas y positivamente con tres especies de gramíneas.

ASOCIACIONES NEGATIVAS



ASOCIACIONES POSITIVAS

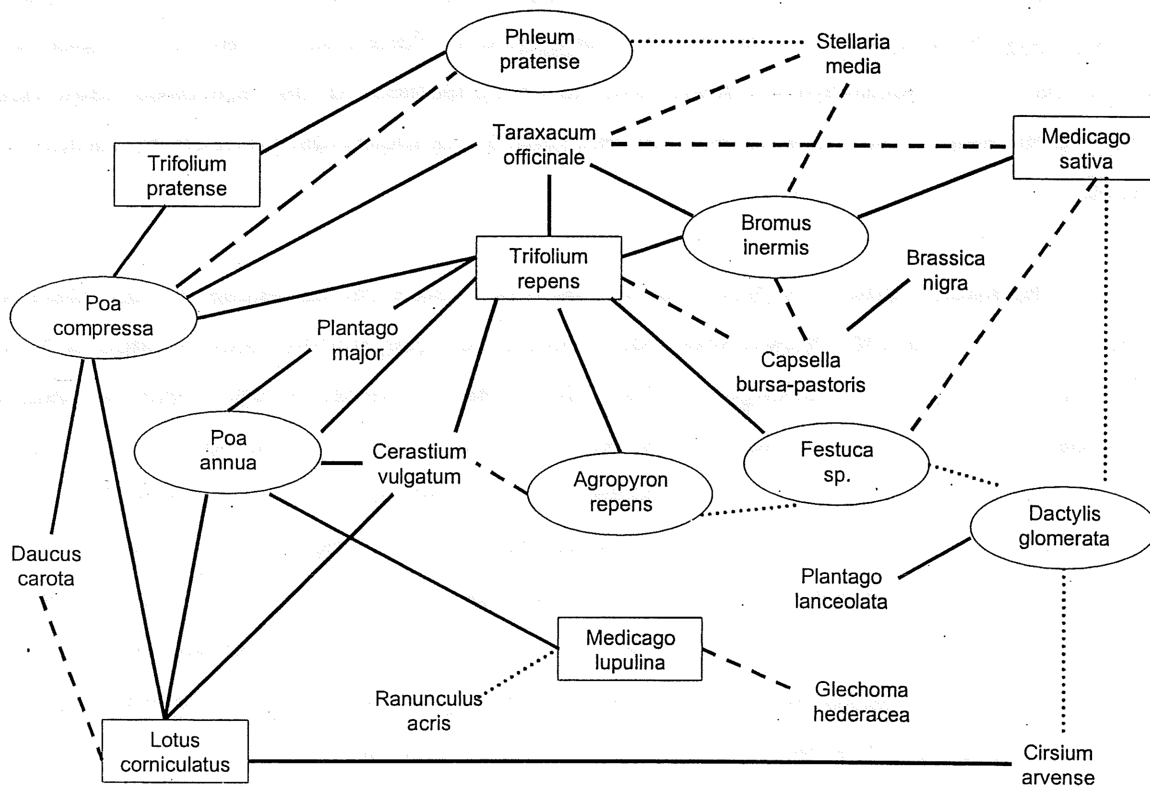


Fig. 2. Relaciones espaciales negativas y positivas entre pastos (caja ovalada) y leguminosas (caja rectangular) sembradas en una pradera en Ontario, Canadá. El resto de las especies son espontáneas. Líneas de mayor grosor indican una mayor probabilidad de hallar a ese par asociado (según Turkington et al. 1977).

Dos hipótesis pueden explicar las **asociaciones negativas** entre especies. En primer lugar, las especies pueden tener diferentes nichos fundamentales, por lo cual se segregarían según sus requisitos ambientales abióticos. En segundo lugar, sus nichos fundamentales pueden ser parecidos, pero la competencia puede llevar a la separación de los nichos efectivos, por lo que se segregan en diferentes micrositios.

En cambio, las **asociaciones positivas** entre las especies pueden explicarse por tres hipótesis. La más obvia es la del mutualismo entre especies. La frecuente asociación entre gramíneas y leguminosas puede ser debido a la necesidad de una mayor concentración de nitrógeno en las gramíneas, junto a la fijación de nitrógeno por las leguminosas. Alternativamente, las especies pueden presentarse juntas debido a sutiles diferencias en sus nichos fundamentales las cuales reducen la competencia entre ellas pero las hacen competir mejor frente a otras especies; éste tipo de interacciones indirectas será considerada más adelante. Finalmente, una tercera hipótesis supone que las especies tienen nichos fundamentales parecidos, pero otros factores (por ej. pastoreo) mantienen sus densidades por debajo del nivel en el que la competencia podría actuar. Para poder evaluar la importancia relativa de los varios mecanismos potencialmente responsables de las relaciones detectadas, sería necesario llevar a cabo una serie de experimentos manipulativos, ya sean de campo o de laboratorio.

La comparación entre las propiedades del suelo cerca de las raíces de las diferentes especies, puede aportar información sobre los mecanismos que actúan determinando el diseño espacial. En el estudio de Turkington et al.(1977), las propiedades del suelo no estaban relacionadas de forma consistente en los pares de especies con asociación positiva. En cambio, la mayoría de los pares de especies que estaban asociadas negativamente en el espacio tenían un microambiente edáfico parecido. Esto proporciona alguna prueba de que la segregación sería causada por la competencia entre especies con requerimientos ambientales similares. En general, este estudio apoya la noción de que las comunidades son grupos de especies con relaciones funcionales interdependientes y no grupos de especies que responden independientemente sólo a la variación de las condiciones abióticas.

4. Factores determinantes de la composición de la comunidad

Así como las condiciones del hábitat y las interacciones entre las especies controlan la distribución de las poblaciones entre diferentes micrositios **dentro** de una comunidad, también determinan, en mayor o menor medida, la distribución de especies **entre** diferentes comunidades. Según Roughgarden y Diamond (1986), la combinación particular de especies que forman una comunidad, responde a un problema de **"composición limitada"**. En otras palabras, el conjunto de poblaciones que coexiste en un lugar y tiempo dados, constituye sólo un subconjunto del total de especies presentes en la región.

Hay tres tipos de restricciones a la presencia en la comunidad de todas las especies "disponibles" en una región. De acuerdo con los criterios discutidos en párrafos anteriores, la primera restricción sería la impuesta por el **ambiente físico**, en relación con los requerimientos y tolerancias de las especies. Una especie debe ser capaz de persistir bajo las condiciones abióticas que caracterizan el sitio que ocupa la comunidad. En segundo lugar, la composición de la comunidad sería controlada por las **interacciones** entre las especies, que afectarían tanto positiva (mutualismo), como negativamente (competencia, depredación), la presencia de una población como miembro de una comunidad. El tercer factor determinante de la composición de las comunidades es la **dispersión** de las poblaciones. Ninguna comunidad estará compuesta por especies que no se hayan dispersado hacia ese sitio desde otros lugares. El modo y "habilidad" de dispersión de las especies muchas veces impide que accedan a sitios donde las condiciones ambientales son apropiadas para su instalación y supervivencia. En las comunidades vegetales, la presencia de propágulos que posibiliten la colonización depende también de la capacidad de las especies para dispersarse en el tiempo, a través de la formación de bancos de semillas (u otras estructuras de resistencia) en el suelo.

5. Mecanismos de coexistencia de especies

Hasta aquí hemos considerado que la combinación particular de especies que componen una comunidad es, en parte, determinada por la **coincidencia** de los requerimientos y las tolerancias de las distintas especies y, entonces, por la manera en la cual sus nichos ecológicos se combinan en un lugar y tiempo dados. Además, hemos incorporado la noción de especies "disponibles", y la influencia de los patrones de dispersión e inmigración sobre la composición de la comunidad. En capítulos anteriores, también se ha discutido el principio de

exclusión competitiva de Gausse. Sin embargo, aún no sabemos cuáles son los mecanismos ecológicos que permiten la coexistencia de una gran variedad de especies en una comunidad. Sin duda, llama la atención el alto número de especies que conforman comunidades terrestres como selvas tropicales y algunos pastizales templados, o comunidades marinas como las de arrecifes de coral. Este hecho nos conduce a preguntar: ¿de qué manera las especies que cohabitan un sitio particular persisten sin que las más hábiles en la competencia excluyan a muchas de ellas, dado que aparentemente sus nichos se encuentran ampliamente superpuestos? Tal observación es más evidente para las poblaciones de plantas, ya que todas comparten unos pocos recursos, y las oportunidades para la separación de nichos parecen ser limitadas. Podemos trasladar ese interrogante al nivel de organización de la comunidad y preguntar: ¿cómo se mantiene la diversidad de especies en una comunidad biótica? Se han propuesto 2 series de explicaciones o hipótesis sobre los mecanismos que permitirían la coexistencia de especies, establecidas asumiendo condiciones de **equilibrio** y de **no-equilibrio** para la organización de las comunidades (Connell 1978; Chesson y Case 1986).

a) *Hipótesis de equilibrio*

Los mecanismos propuestos por estas hipótesis suponen que la competencia por los recursos es un factor importante en el control de la comunidad. Las condiciones ambientales permitirían alcanzar un equilibrio competitivo en el que sólo unas pocas especies podrían coexistir, de acuerdo con el principio de exclusión competitiva. En esta situación, la composición de la comunidad sería más o menos constante y muy predictible (Connell 1978). La cuestión principal es cómo se generan diferentes equilibrios locales dentro de la misma comunidad biótica, de manera que diferentes especies se vean favorecidas en distintos lugares (o momentos), y así se mantenga la diversidad específica. Los mecanismos postulados son:

A.- la diversificación de nichos ecológicos
B.- la fluctuación del reclutamiento y el "efecto de almacenaje"
C.- la existencia de redes competitivas circulares (no-transitivas)
D.- la mortalidad compensatoria (o selectiva, e.g. predación)

A La coexistencia por separación de nichos incorpora (A) la posibilidad de un ambiente heterogéneo, con localidades o micro-hábitats dentro de la comunidad en los que cada especie tiene una ventaja en el uso y la competencia por los recursos limitantes. Además, la

competencia jugaría un papel fundamental en el proceso de diversificación de nichos durante la evolución. Este modelo supone que las especies forman jerarquías competitivas (cadenas de interacciones transitivas), donde se puede predecir qué especie domina en la competencia para cada situación ambiental. Tilman (1982) ha propuesto que las especies son seleccionadas de acuerdo con su capacidad para vivir en sitios con una determinada relación entre recursos aéreos y subterráneos limitantes (por ej. luz:nitrógeno). La evolución por selección natural habría conducido a la especialización de las especies vegetales en el uso de combinaciones particulares de recursos aéreos vs. subterráneos.

Por otra parte, si las condiciones del hábitat varían regularmente a través del tiempo (ej. series de años húmedos y secos), el orden en la jerarquía competitiva y las condiciones para el reclutamiento de nuevos individuos en las distintas poblaciones cambia. La hipótesis del almacenaje (B) postula que esa variación permite la coexistencia cuando el efecto positivo sobre la densidad de los períodos favorables, se almacena (persiste) de algún modo en la población en los períodos adversos, por ej. a través de una baja tasa de mortalidad de los adultos establecidos o de un banco de semillas (Chesson y Case 1986). En cambio, las redes "circulares" de competencia (C) suponen que no existen jerarquías fijas para una condición ambiental. Entonces, el dominante competitivo no es siempre la misma especie. Esto ocurriría cuando el resultado de la competencia depende del orden de llegada al micrositio y de las condiciones iniciales. Finalmente, si hay un factor de mortalidad que actúa regularrnente afectando a las especies de mayor habilidad competitiva (D), aquellas que tienden a ser excluídas en ausencia de ese agente selectivo, pueden persistir en la comunidad.

b) *Hipótesis de no-equilibrio*

Este grupo de explicaciones introduce la complicación de un ambiente variable para la comunidad, generado tanto por cambios abruptos, discretos y puntuales (disturbios), como por variaciones contínuas en los parámetros ambientales. En este contexto, la competencia pierde importancia como factor de control de la composición de especies. La composición de la comunidad sería entonces variable en el tiempo y el espacio, y esencialmente impredictible. El problema que se debe considerar aquí es cómo se impiden las condiciones para el equilibrio y la exclusión competitiva. Los mecanismos propuestos serían:

A.- la fluctuación ambiental gradual y continua

B.- la ocurrencia de disturbios de frecuencia/intensidad intermedias (mortalidad no selectiva)

C.- la equivalencia ecológica, o igual oportunidad, de especies con patrones aleatorios de dispersión (modelos de "lotería")

En el caso (A), la variabilidad ambiental, que incluye cambios en los niveles de los recursos limitantes, evita el establecimiento de interacciones competitivas que lleven a la extinción local de especies. Ninguna población es totalmente favorecida en ningún momento o micrositio de la comunidad. Este mecanismo fue originalmente postulado por G.E. Hutchinson para resolver la llamada "paradoja del plancton": coexisten muchas más especies en el fitoplancton de los lagos, de lo que puede ser explicado por el número de recursos limitantes para esas especies (si hay equilibrio competitivo, no puede haber más especies que recursos limitantes). En cambio, la ocurrencia frecuente de disturbios (B) implica una disminución no selectiva de las densidades de las poblaciones presentes y una consecuente liberación de recursos limitantes como espacio, luz o agua, de modo que no haya posibilidad de exclusión competitiva. La **hipótesis del nivel intermedio de disturbio** (Fig. 3) propone que la diversidad es una función no-lineal del régimen de disturbio, alcanzando valores máximos para niveles intermedios de frecuencia de los eventos de perturbación (Connell 1978). No obstante, la frecuencia o intensidad que maximiza el número de especies de la comunidad dependería de la tasa de desplazamiento competitivo, que a su vez depende de las condiciones del hábitat (tasa de crecimiento de las especies; Begon et al. 1987b).

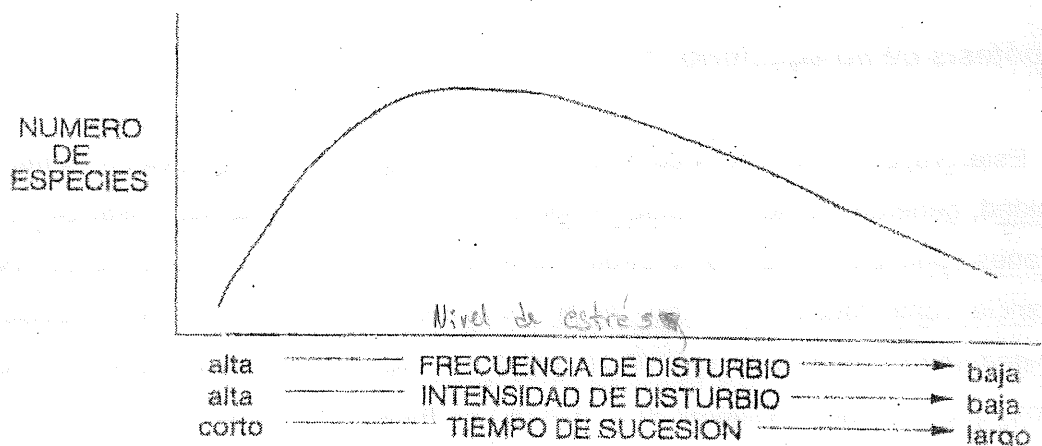


Fig. 3. Relación entre el número de especies y la frecuencia, intensidad o momento del disturbio según la hipótesis del disturbio intermedio (según Connell 1978).

De acuerdo con la hipótesis (C), todas las especies del pool disponible en el paisaje tienen la misma oportunidad de acceder por dispersión a, y ocupar, los sitios vacantes. Por lo tanto, el patrón de ocupación de micrositios en una comunidad sería aleatorio. El número de especies presente en la comunidad es función sólo del número disponible (las comunidades no se "saturan"). El modelo supone que la capacidad de dispersión es independiente de la fecundidad y que una vez ocupado un sitio por una especie, ésta no puede ser desplazada. Es decir que todas tienen similar habilidad competitiva. Los micrositios se liberan por muerte (no competitiva) del ocupante, lo que también encierra el supuesto de que las especies deben tener igual capacidad para resistir diferentes factores de mortalidad. Este caso no requiere de un ambiente heterogéneo.

Actualmente se acepta como idea general que ningún mecanismo explica por sí solo la coexistencia de especies en una comunidad. Esto significa que para explicar el mantenimiento de la diversidad en las comunidades bióticas es necesario considerar la acción simultánea de varios de los procesos involucrados en las hipótesis mencionadas.

6. Distribución espacial de las comunidades

Los factores aludidos más arriba se combinan de diferentes maneras al determinar la composición específica de las comunidades, y su importancia relativa varía según el caso. Como resultado de la interacción entre las condiciones del hábitat, la dispersión y las relaciones entre especies, las comunidades se distribuyen en el espacio con límites más o menos marcados entre ellas. Por un lado, las comunidades pueden aparecer como entidades relativamente discretas, homogéneas y fácilmente delimitables. En esos casos, se denomina **"stand"** a cada fracción de terreno, cualquiera sea su extensión y forma, que presente homogeneidad estructural, florística y ecológica. La existencia de límites netos entre comunidades bióticas puede ser causada por cambios abruptos en las propiedades del ambiente físico que controlan la composición de especies (Fig. 4) y/o por la existencia de fuertes interacciones negativas (o positivas) entre las poblaciones. Por ejemplo, cambios en el perfil de salinidad del suelo pueden causar, en pocos metros, reemplazos casi completos en la composición de especies de un pastizal. También es común que la presencia de alambrados limitando potreros con diferente régimen de pastoreo, determine la formación de stands de vegetación bien diferenciados. Es importante notar que aunque la idea de stand aparezca asociada con la presencia de límites netos entre las comunidades, su utilidad para el análisis

Ecotono: stands con límites difusos.

de la heterogeneidad de la vegetación de un área, da lugar a que hablemos de la existencia de "stands" aunque éstos exhiban límites difusos (**ecotonos**).

Es posible, en cambio, que las especies se reemplacen gradualmente unas a otras en el espacio, de manera tal que resulte muy difícil definir agregaciones discretas en la composición de especies y establecer límites netos entre ellas (Fig. 4). Este tipo de diseño se observa con frecuencia en áreas donde los principales factores abióticos varían espacialmente en forma continua y gradual. En estos casos se habla de la existencia de un **"continuum"** de comunidades. Un ejemplo de esta estructura espacial se encuentra en potreros extensos donde la distancia a la aguada determina un gradiente de intensidad de pastoreo; entonces, la abundancia de las especies varía paulatinamente a medida que nos alejamos o acercamos al sitio de bebida. También es frecuente que la composición de la vegetación varíe en forma continua sobre las laderas de las montañas, probablemente como resultado de un gradiente complejo de factores ambientales (temperatura, humedad, etc).

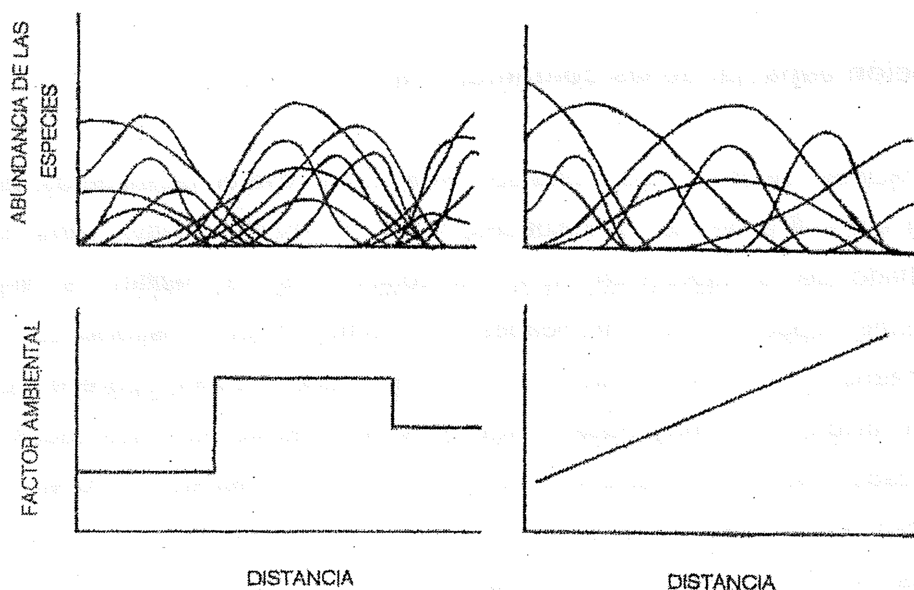


Fig. 4. Distribuciones de especies en el espacio (arriba) que originan límites netos (izquierda) y difusos (derecha) entre comunidades, y su relación con la variación del ambiente (abajo).

En ambas situaciones planteadas, es la respuesta individualista de las poblaciones a los cambios ambientales abióticos o bióticos, y el azar de la dispersión, lo que determina el diseño espacial de comunidades observado en el campo (Gleason 1926). Esas variaciones en el ambiente, pueden presentarse como gradientes de disponibilidad de recursos (agua,

nitrógeno), de parámetros físico-químicos (pH, salinidad), o de intensidad de las relaciones inter-específicas (competencia, depredación).

7. Interacciones indirectas en las comunidades

La coexistencia de poblaciones en comunidades multiespecíficas da lugar a la posibilidad de que se establezcan interacciones en las que el efecto (positivo o negativo) de una población sobre el crecimiento de otra, es mediado por la acción de otra(s) especie(s). El resultado de la interacción entre un par de especies determina lo que ocurre con la tercera que, a su vez, interactúa con alguna de ellas. A este fenómeno se lo denomina *interacción indirecta* y se verifica entre organismos que ocupan el mismo o diferentes niveles tróficos.

Por ejemplo, Brown et al. (1986) postularon que en el desierto de Sonora los roedores y las hormigas competían por el alimento, considerando que ambos grupos consumían "semillas" (Fig. 5). Sin embargo, si se consideraba que había especies de plantas que producían semillas grandes y otras que producían semillas chicas, la situación podía ser otra; había "dos recursos". Los roedores consumían semillas grandes, mientras que las hormigas depredaban las semillas chicas. La depredación de los roedores tenía un efecto positivo sobre la población de hormigas ya que, al disminuir las semillas grandes, disminuía la abundancia de las especies que las producían y como consecuencia, la competencia que éstas ejercían sobre las plantas de semillas chicas. De este modo la densidad de plantas con semillas chicas aumentaba y las hormigas tenían más alimento. Los investigadores concluyeron que entre hormigas y roedores no existía competencia en el corto plazo, sino un **mutualismo indirecto** que se manifestaría en un lapso de tiempo más largo (Fig. 5). La competencia ocurriría con mayor probabilidad entre especies de roedores, o entre las de hormigas, ya que ambos constituyen **gremios** que utilizan diferentes porciones del recurso semillas.

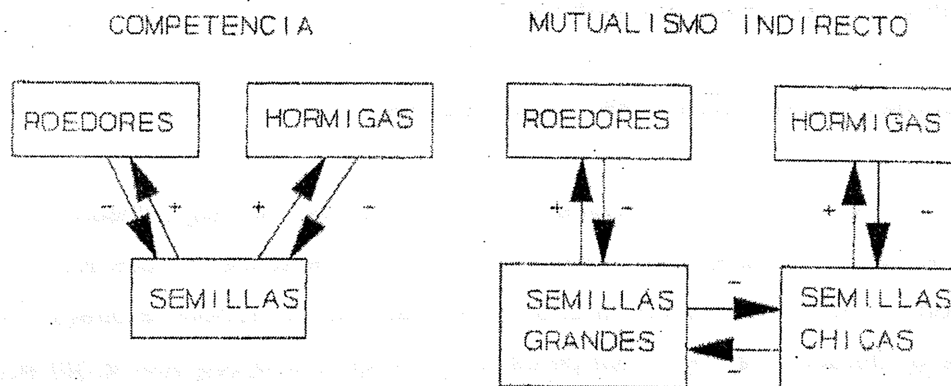


Fig. 5. Relaciones entre los depredadores de semillas (roedores y hormigas) y su efecto sobre la competencia entre plantas, en el desierto de Sonora (según Brown et al. 1986).

8. Redes tróficas

La variedad de especies que integran una comunidad biótica y sus interrelaciones determinan que dentro de las comunidades existan relaciones en sentido horizontal y vertical. Las primeras son interacciones que ocurren entre especies que integran un mismo nivel trófico (organismos que tienen una forma similar de obtener la energía en un ecosistema, por ej. las plantas). Las relaciones en sentido vertical, en cambio, se refieren a las interacciones que ocurren entre niveles tróficos distintos (por ej. entre plantas y herbívoros). El conjunto de las interacciones que ocurren entre especies distribuídas en diferentes niveles tróficos, determina la formación de una **red trófica**. Cuando las relaciones entre los niveles son consideradas en forma lineal, generalmente debido a un objetivo de estudio preciso que conduce a disectar una porción de la red, se habla de una **cadena trófica**.

En una red trófica ocurren diferentes interacciones como competencia, depredación y parasitismo. En la Fig. 6 se puede observar un diagrama de una red trófica que tiene como base a la planta del algodón (Pimm, Lawton y Cohen, 1991). Hay gusanos que se alimentan en sus hojas y cuatro especies de barrenadores en sus frutos. Estas especies a su vez son parasitadas y depredadas por muchas otras. En este ejemplo no hay organismos que se alimenten de dos niveles tróficos, pero se puede observar la gran cantidad de poblaciones que

interactúan. Además, se pueden notar las relaciones que existen con otras especies que no están incluídas en la red (indicadas por las tres cajas sombreadas). Esto pone en evidencia que los límites del sistema que se estudia en estas situaciones son más o menos arbitrarios. En general, se utiliza el criterio de considerar los límites físicos naturales del sistema, como límites para el estudio de una red trófica.

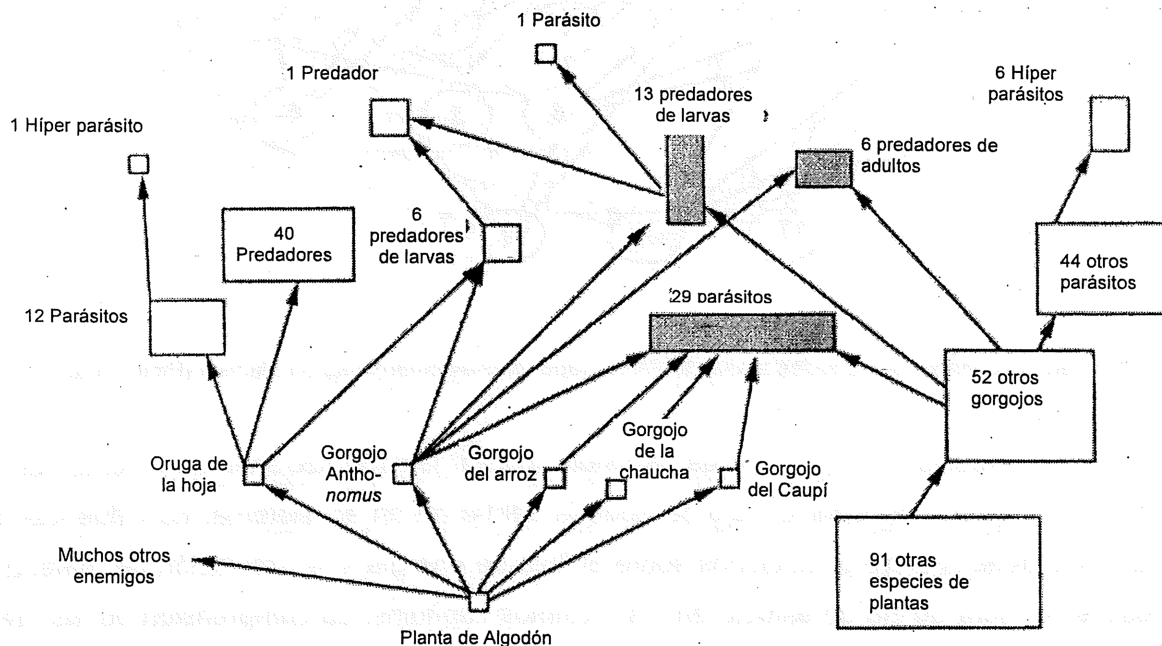


Fig. 6. Red trófica asociada a plantas de algodón (según Pimm et al. 1990).

La Fig. 7 muestra otro ejemplo tomado de los mismos autores en el que se estudia una red de 19 nodos (cada círculo representa una especie o un conjunto de especies muy relacionadas). La red se inicia en insectos vivos (17), recientemente muertos (18) y restos orgánicos (19) que se encuentran en una planta de los pantanos de Malasia que captura insectos mediante sus hojas. Los depredadores finales son las especies 1, 2, 3, 10, 11, 14, y 15. La especie 1 es una especie omnívora pues se alimenta de especies ubicadas en diferentes niveles (1 y 17; 1 y 8; 1 y 5; 1 y 4). En esta red podríamos delimitar varias cadenas con diferente número de niveles tróficos: una corta sería la de 1 y 17, mientras que una larga sería 1-4-9-16-19.

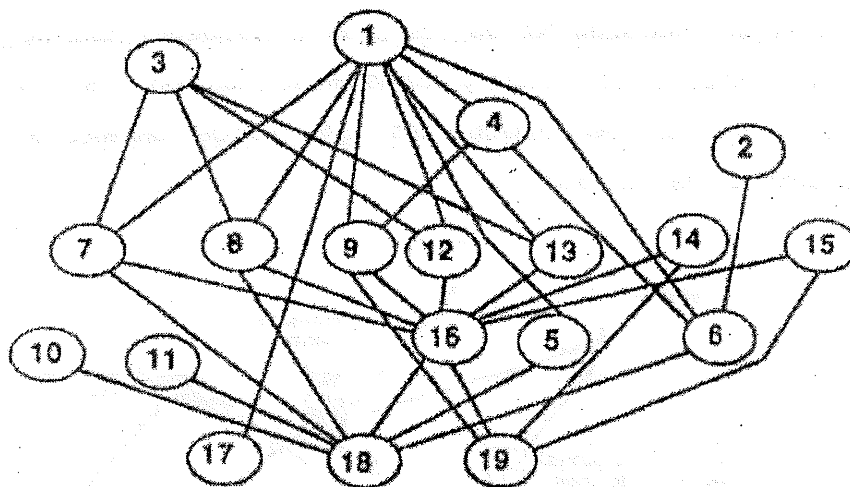


Fig. 7. Cadena de insectos asociados a una planta de *Nepenthes albomarginata* en Malasia (Pimm et al. 1991).

Los estudios de redes tróficas permiten analizar las interacciones que existen entre las especies y además conocer el flujo de energía dentro de un ecosistema. La influencia de las relaciones tróficas entre poblaciones sobre el flujo de energía y la circulación de materia en el ecosistema, será obtejo de estudio en los próximos capítulos. La comprensión de las diversas maneras en las que se relacionan especies que cumplen distintas funciones es de especial interés cuando se pretende manejar un sistema cultural o natural, terrestre o acuático, sobre bases racionales. Por ejemplo, la aplicación de insecticidas con el fin de combatir una plaga en sistemas agrícolas o urbanos puede promover cambios no deseados en otros niveles. Estos cambios pueden derivar de efectos directos sobre poblaciones debido a una falta de especificidad en el plaguicida, que podría eliminar depredadores naturales de la plaga. Pero también pueden ocurrir desbalances en las relaciones entre otras poblaciones involucradas en la red, que lleven a la extinción, al menos local, de alguna especie deseable, debido a la desaparición de la plaga. Los estudios de red trófica permiten diseñar experimentos destinados a poder predecir los impactos que tendrán nuevas formas de manejar el sistema. Contar con bases ecológicas que permitan realizar predicciones en ese sentido, constituye una herramienta sólida a la hora de tomar decisiones de manejo.

Es frecuente que en las comunidades haya especies que por su importancia relativa para el funcionamiento y la persistencia del sistema, sean consideradas **"especies clave"**. Este concepto involucra a aquellas especies cuyas actividades y/o abundancia controlan la

abundancia de muchas otras especies de la comunidad, de tal modo que su eliminación (natural, accidental o experimental) determinaría la alteración de una serie de interacciones que se verifican entre especies que ocupan el mismo o diferentes niveles tróficos. Las consecuencias de estas "reacciones en cadena" son difícles de predecir, ya que involucran interacciones de orden superior y tiempos de respuesta muy variados. Del mismo modo, podemos considerar el resultado del ingreso (o introducción) en la comunidad de una especie exótica.

9. Caracteres de las comunidades vegetales

Numerosos problemas agronómicos requieren que se describan y cuantifiquen uno o más aspectos de una comunidad determinada. Por ejemplo, un productor puede estar interesado en saber si una práctica, como la fertilización, tiene efecto sobre la producción de una pastura. En otros casos, el problema puede ser determinar el grado de éxito de un método de control de malezas. En las páginas siguientes analizaremos los caracteres de las comunidades vegetales que frecuentemente es necesario considerar en el diagnóstico y resolución de problemas agronómicos.

a) Caracteres cualitativos

- Composición florística
- Estratificación
- Forma de vida
- Periodicidad
- Diseño espacial

Al estudiar y analizar los caracteres de una comunidad, el trabajo concreto se lleva a cabo en uno o más lugares del área que ocupa dicha comunidad. Una de las características esenciales es su **composición florística**, que responde a la pregunta: ¿Qué especies hay?. Para definirla es necesario conocer las especies, contar con la ayuda del taxónomo o tener suficiente experiencia en el manejo de las floras, cuando éstas existan. Para una descripción completa de la composición florística, es necesario que la comunidad bajo estudio sea visitada en las distintas épocas del año que determinan distintas condiciones ecológicas. La recolección de material para su posterior identificación, es casi siempre indispensable. El reconocimiento

debe ser exhaustivo y no reducirse a los componentes más llamativos, o a los que en ese momento se hallen en flor, o sean dominantes. Una especie poco abundante en una comunidad, puede serlo porque se halla en retroceso, debido a la forma de uso del lugar. Desconocerla elimina la posibilidad de considerarla como una especie poco frecuente que formaría parte del grupo florístico que confiere mayor valor a la comunidad como indicadora de un ambiente

La forma más simple de registrar la composición florística de un área cualquiera o de una comunidad es hacer una lista de especies o un censo de lista. Por ejemplo para un ambiente de los pastizales desérticos del oeste de Chubut una lista de especies para dos épocas distintas del año podría ser:

Invierno

Stipa speciosa (coirón amargo)
Stipa humilis (coirón amargo)
Poa ligularis (coirón poa)
Bromus pictus (cebadilla patagónica)
Hordeum comosum (cebadilla patagónica)
Festuca argentina (huecú)
Stipa ibari
Poa lanuginosa
Adesmia campestris (mamuel choique)
Mulinum spinosum (neneo)
Senecio filaginoides (charcao)
Acantholippia seriphioides

Primavera

Stipa speciosa
Stipa humilis
Poa ligularis
Bromus pictus
Hordeum comosum
Festuca argentina
Stipa ibari
Poa lanuginosa
Adesmia campestris
Mulinum spinosum
Senecio filaginoides
Acantholippia seriphioides
Calceolaria lanceolata
Cerastium arvense
Microsteris gracilis
Gilia patagonica

La **estratificación** es la distribución en sentido vertical de los individuos de un stand o de una comunidad. Se refiere tanto a los estratos aéreos como a los subterráneos. La disposición en estratos definidos puede ser un carácter evidente sobre todo en algunos bosques, pero también se presenta en comunidades herbáceas y arbustivas (Fig. 8a) y su importancia deriva de los hechos que fueron comentados al hablar del factor luz o CO2 (Fig. 8b).

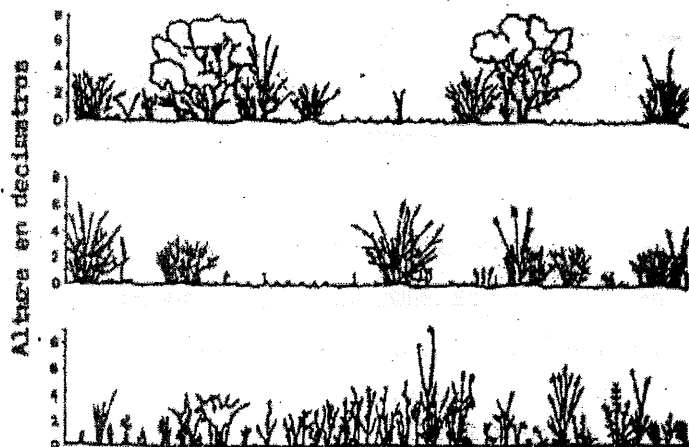


Fig. 8a. Estratificación en tres comunidades diferentes. En la superior se pueden diferenciar tres estratos, en el dibujo del medio una comunidad con dos estratos bien definidos y en la comunidad representada en la parte inferior no se pueden detectar estratos definidos.

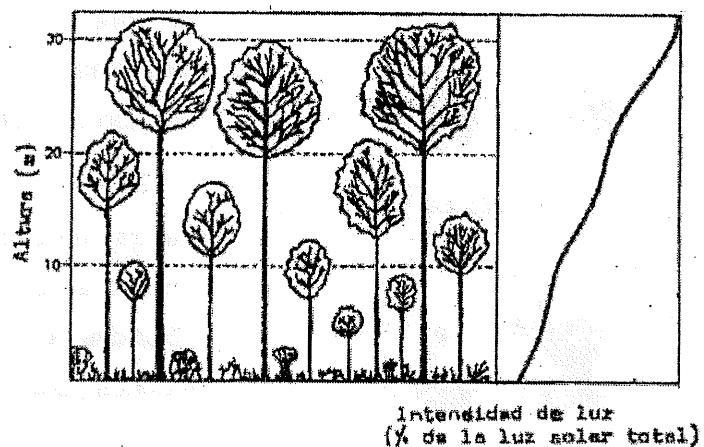
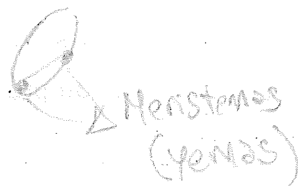


Fig. 8b. Estratificación y perfil de extinción de luz en un bosque. Diferentes especies de árboles, arbustos, y hierbas con follaje a diferentes alturas y adaptados a vivir a diferentes intensidades de luz.

La **forma de vida** es la manera en que se manifiesta la estructura física del organismo frente a las condiciones del ambiente. Si una comunidad determinada tiene árboles de más de 20 m. de altura como uno de sus componentes, o está formada por hierbas que alternan con arbustos, la razón debe buscarse en los diferentes tipos de ajuste ecológico que esas estructuras le confieren al individuo. La idea más simple y difundida de formas de vida distintas, es la que se utiliza corrientemente y divide a las plantas superiores en árboles, arbustos y hierbas. Otra clasificación muy difundida pero algo más compleja es la de Raunkiaer. Se funda en un carácter que se relaciona directamente con la capacidad ecológica de las especies para subsistir y aprovechar los recursos del ambiente. Ese carácter es la posición de las yemas de renuevo, capaces de permanecer dormidas durante un período del año y de retomar el crecimiento cuando las condiciones del ambiente vuelven a ser adecuadas (Fig. 9). La figura presenta las formas de vida ordenadas por orden creciente de protección de las yemas y otros órganos de renovación.

Fig. 9. Sistema de clasificación de formas de vida de Raunkiaer.

Forma de vida	Definición
Fanerófitas	Plantas que tienen sus yemas de renuevo por encima de 25-30 cm o cuyos tallos no mueren periódicamente hasta esa altura. Ej: roble, fresno, coihue.
Caméfitas	Plantas cuyas yemas de renuevo llegan a una altura máxima de 25-30 cm. La parte aérea puede alcanzar mayor altura, pero las ramas por encima de 25-30 cm mueren periódicamente. Ej: arbustos como el neneo.
Hemicriptófitas	Plantas herbáceas cuyos tallos se reducen totalmente en forma periódica, quedando las yemas de renuevo ubicadas a la altura de la superficie del suelo. Ej: muchos pastos perennes, rosetas.
Geófitas o Criptófitas	Plantas cuya parte aérea se reduce periódicamente, quedando reducidas a órganos de reserva subterráneos que llevan las yemas de renuevo. Ej: cebollín, sorgo de alepo. Como variante están las que enraízan en el agua o en fondos cenagosos: Hidrófitas. Ej: totora.
Terófitas	Plantas anuales, cuyos tallos y raíces mueren totalmente al cumplir su ciclo con la producción de semillas. Ej: ryegrass anual. Yemas de renuevo en semillas



Los grandes biomas del mundo (por ej. bosques caducifolios, desiertos cálidos, pastizales templados) se caracterizan porque muestran un grado remarcable de convergencia en las formas de vida que los componen, aunque mantienen grandes diferencias en su composición taxonómica. Esta convergencia fisonómica entre comunidades vegetales situadas en distintas partes del globo, refleja la importancia de los factores climáticos como agentes de selección natural. Existen grandes tendencias en cuanto a las formas de vida dominantes que constituyen las comunidades, bajo diferentes condiciones climáticas. Es decir, para cada combinación de factores del hábitat se seleccionaría una particular combinación de formas de vida. La proporción de las distintas formas de vida en un ambiente determinado, en relación al número total de especies presentes, se llama **espectro biológico.** En la Fig. 10 se observa la distribución de las diferentes formas de vida en cinco tipos de ambiente diferentes de la biósfera (Crawley 1987). Como patrón de comparación, se muestra la composición en formas de vida de la flora mundial como un todo (considerar que una gran parte de las plantas vasculares son de origen tropical).

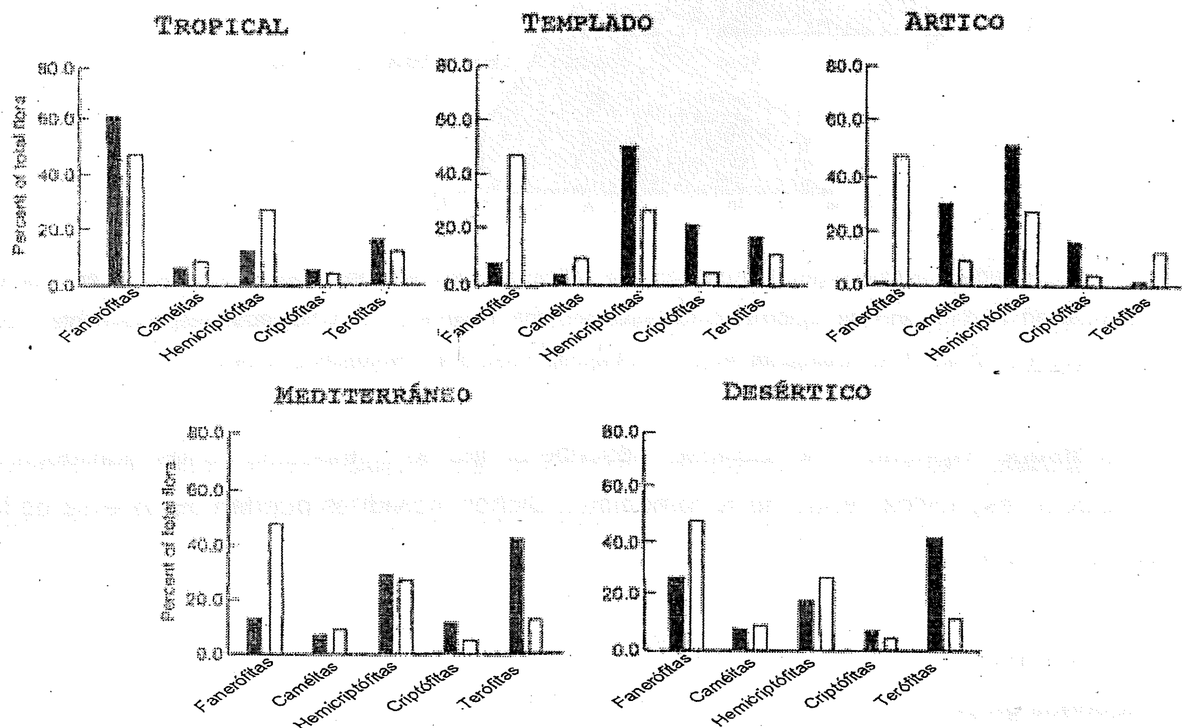


Fig. 10. Espectro de formas de vida en ambientes terrestres con diferentes condiciones climáticas (barras llenas). Las barras vacías indican el espectro para el total de la flora mundial (Crawley 1987).

El carácter **periodicidad** se refiere a la manifestación de las diversas etapas ontogénicas o aspectos fenológicos de cada población. En la mayor parte de los casos una comunidad presenta aspectos estacionales diferentes: estival, otoñal, invernal, primaveral. A cada uno de esos aspectos pueden corresponder respuestas fenológicas diferentes de las distintas especies. Mientras unas se hallan en estado de semilla, otras vegetan, algunas florecen y otras se hallan en dormición, etc. Con estos datos se podrán hacer curvas para cada comunidad que muestran los porcentajes de especies en floración, en estado vegetativo, en dormición, etc. a lo largo del año (Fig. 11).

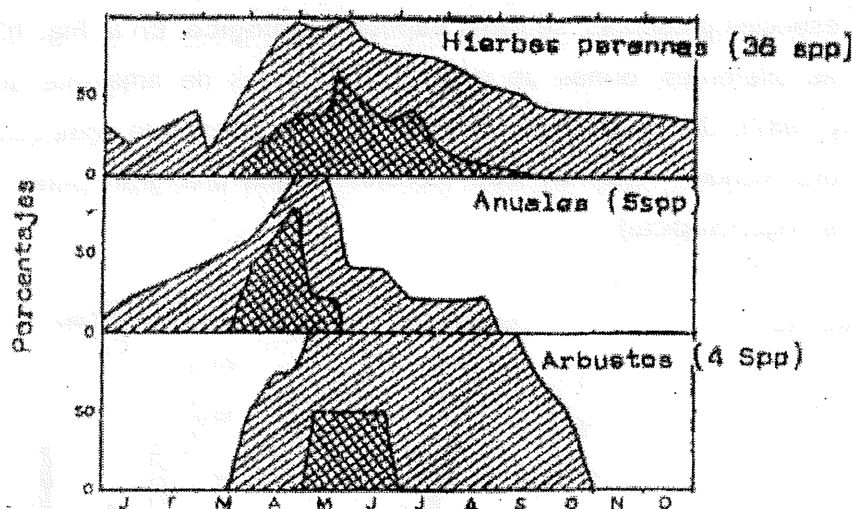


Fig. 11. Ciclo anual de actividad vegetativa (sombreado oblícuo) y actividad reproductiva (sombreado en cuadros) en una comunidad. El clima en esta región se caracteriza por tener inviernos fríos y húmedos (especialmente enero) y veranos secos y calurosos (especialmente en julio). (El ejemplo es para el Hemisferio Norte).

El **diseño espacial** (o sociabilidad) describe el tipo de distribución de los individuos de cada población específica dentro de la comunidad. Dichos individuos pueden disponerse de las siguientes maneras:

- Individuos aislados
- En pequeños grupos
- En grupos densos
- En grandes manchas, pero dejando claros ocupados por otras poblaciones
- En tapiz continuo

Los diferentes diseños o grados de sociabilidad dependen de la estructura de los individuos, de la forma de dispersión, de la mayor o menor heterogeneidad del hábitat y de las relaciones interespecíficas. Por ejemplo, si la especie posee raíces gemíferas es probable que los individuos se presenten en grupos densos o en manchas como ocurre con el chañar (*Geoffraea decorticans*). Si una planta produce sustancias capaces de inhibir o reducir el número de plántulas provenientes de sus propias semillas, en su área de influencia, los individuos se dispondrán en forma aislada.

b) Caracteres cuantitativos

- Densidad
- Cobertura
- Frecuencia
- Peso, biomasa
- Diversidad

La sola descripción cualitativa de ciertas características de la vegetación no basta para el tratamiento de muchos problemas ecológicos y agronómicos. A menudo es preciso cuantificar uno o varios de los caracteres de la comunidad. La lista de especies dada anteriormente para una comunidad del oeste del Chubut puede llenar los requisitos necesarios para resolver alguna cuestión, por ejemplo comparar en forma grosera dos potreros del mismo predio. Dicha lista no brinda ninguna idea acerca de cantidad absoluta o relativa con que cada especie se presenta. El valor de un carácter cuantitativo puede expresarse de una manera directa, como resultado de una medición o de un recuento, o puede hacerse sobre la base de una estimación, generalmente en porcentaje, o utilizando valores de una escala arbitraria.

La **densidad** se refiere al número de individuos de una población en un lugar, expresado por unidad de área. También puede interesar la densidad relativa, que es la densidad de una población cualquiera en relación a la densidad total de la comunidad (la suma de todos los individuos de todas las especies del stand analizado).

A menudo se plantea la dificultad de discernir qué es un individuo, sobre todo en casos de vegetación herbácea con especies rizomatosas o estoloníferas. Aparece entonces la necesidad de establecer pautas convencionales, por ejemplo contar separadamente cada vástago aéreo o macollo.

La **cobertura** es la proporción de la superficie del suelo cubierta por los individuos de una especie, o de todas las especies. Puede ser estimada visualmente o medida de diversas maneras. En el caso de fanerófitas, caméfitas y hemicriptófitas puede distinguirse entre la determinación del área basal y la proyección de la masa aérea. En los árboles, el área basal se considera usualmente como la sección del tronco a la altura del pecho del observador; en las caméfitas y las hemicriptófitas es el área ocupada por la planta a nivel del suelo.

Hay varios métodos para determinar cobertura. El método de intercepción lineal consiste en tender una línea en el lugar en que se quiere medir cobertura. Sobre esa línea se mide la longitud de la porción en que la línea intercepta individuos. La suma de todas las intercepciones de individuos de una especie relacionada con la longitud de la línea dará la cobertura de cada especie. La suma de las coberturas de todas las especies dará la cobertura total. Por diferencia con el largo de la línea tendida se obtiene el valor de suelo desnudo (Fig. 12). La medición de la cobertura también puede practicarse utilizando un pantógrafo. Con este dispositivo se levanta una carta de la superficie en estudio y luego con un planímetro se mide la superficie encerrada por cada contorno dibujado. Existe otro método para medir la cobertura que se basa en la idea de que un punto es la mínima expresión geométrica de una parcela. Los toques de punto se realizan colocando en el lugar donde se quiere hacer la estimación un bastidor de 50 cm de largo con 10 púas de metal que el observador hace descender verticalmente o en forma inclinada. El número de toques o puntos que corresponden a una especie da una estimación válida de la cobertura de la misma. Las púas verticales aseguran mayor frecuencia de toques en plantas planófilas y las inclinadas en las erectófilas.

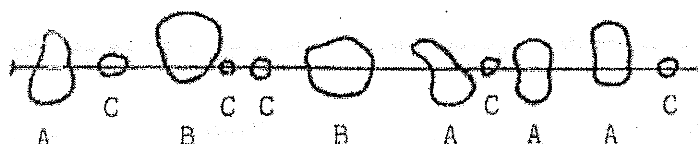


Fig. 12. Linea de 20 m de largo y proyecciones de los individuos interceptados. La suma de los tramos de la línea interceptados por cada especie indica su cobertura. La cobertura de la especie A, es de 20%, la de la especie B, 16% y la de la C es de 13%. La cobertura total es 49% y la proporción de suelo desnudo es del 51%.

La **frecuencia** es el número de muestras en las que aparece una especie en relación con el total de muestras obtenidas. Esta medida no tiene en cuenta el número o el tamaño de los individuos de esa especie que aparecen en cada muestra. La frecuencia de una especie se expresa en porcentaje y puede ser determinada censando una serie de parcelas (de por

ejemplo 15 cm x 10 cm; 20 cm x 20 cm; etc.) o una cantidad de puntos a lo largo de una línea.

El **peso** es un carácter cuya determinación se hace indispensable para el tratamiento de múltiples problemas ecológicos y agronómicos. Este carácter puede ser estimado o determinado. Se puede medir peso seco o peso fresco. En algunos casos se reúnen en una sola determinación todas las especies de la comunidad, o se pesa cada especie por separado o por grupos de especies. A veces tiene importancia la separación del material vivo del muerto. Este carácter se usa para determinar la productividad de una comunidad. Para ello se determinan los incrementos de peso seco a través del tiempo y se expresan en unidades de peso por unidad de superficie y por unidad de tiempo. Como las plantas, ya sean herbáceas o leñosas, pierden periódicamente órganos, es preciso que las cosechas o cortes tengan una periodicidad tal que todo lo que la planta produce sea incluido en ellas. Cuando se trata de comunidades en las que la vegetación es utilizada por animales se suele utilizar jaulas que impiden su acceso a los lugares en los que se hacen las determinaciones. Las jaulas introducen un factor de error al modificar el microambiente del lugar, por lo que, en general, se aconseja el uso de áreas clausuradas de mayor tamaño.

La **diversidad** hace referencia a la variedad de especies que se pueden encontrar en una comunidad. En su forma más simple, la diversidad depende directamente del **número de especies** total de la comunidad (o riqueza florística). Sin embargo, se ha considerado que el concepto de diversidad también debe incluir la forma en la cual se reparte la abundancia entre las diferentes especies. A este concepto se lo denomina **equitatividad**, y al concepto opuesto se lo llama dominancia. Una comunidad con alta dominancia (o baja equitatividad) es aquella en la que una gran proporción de la biomasa se concentra en unas pocas especies (Fig. 13). En esa comunidad, la probabilidad de detectar muchas de las especies que la constituyen sería muy baja, por lo tanto la diversidad observada también sería baja.

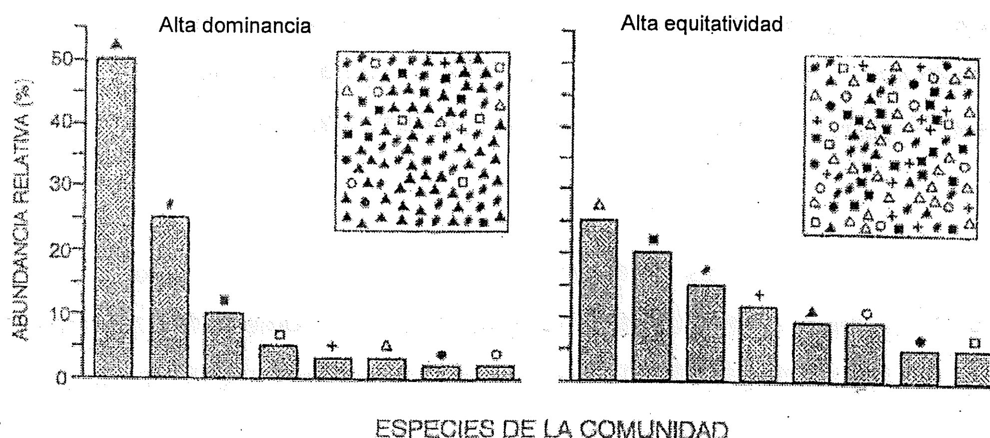


Fig 14. Distribución de abundancias relativas de las especies en dos comunidades con diferente estructura y diversidad.

Existen varios métodos para cuantificar los dos aspectos de la diversidad, pero en todos los casos su estimación se realiza sobre la base de las *abundancias relativas* (ver Caja 1), caracterizadas por el peso, la densidad, la cobertura, o la frecuencia de las especies, en una serie de muestras de igual tamaño. La comparación entre comunidades requiere también, que la cantidad de muestras sea igual, debido a que el número de especies encontradas dependerá del área total censada.

Caja 1. Estimación de la diversidad de especies (Peet 1974; Begon et al. 1987a).

La forma más directa de cuantificar la diversidad específica es mediante el número total de especies que se encuentran en una muestra (S). Sin embargo, ésta medida asigna igual importancia a especies muy abundantes y a especies raras. Por esta razón se han propuesto varios **índices** que intentan considerar tanto la riqueza de especies como la equitatividad. Recordemos que, la *diversidad* es función del *número de especies* y la *equitatividad.*

Uno de los índices más utilizados es el de Shannon-Wiener, que se calcula como

$$\mathbf{H'} = - \Sigma\, pi \,.\, \ln pi$$

donde pi es la abundancia relativa de cada una de las i especies presentes en la muestra. Un índice de uso frecuente para estimar el grado de dominancia es el de Simpson:

$$\mathbf{D} = \Sigma\, pi^2 \quad \text{(rango = 0-1)}$$

La inversa de la dominancia (1/D) indicaría la diversidad. Ambos métodos difieren en el modo que ponderan especies abundantes y raras. También, podemos calcular la equitatividad (**J**), expresando la diversidad observada como una proporción del máximo que se obtendría si todas las especies tuvieran igual abundancia, luego

$$\mathbf{J'} = H' / \ln S \quad \text{(valores 0 a 1)}$$

Los valores calculados para los ejemplos de la **Fig. 13** son:
H' = 1.44 y 1.94, **D** = 0.33 y 0.16, **J'** = 0.69 y 0.94, en ambos casos S = 8 spp.

Más allá de que conceptualmente la diversidad constituya la manifestación más genuina de la coexistencia de diferentes especies en un sitio, su utilidad como descriptor reside en la posibilidad de establecer hipótesis preliminares acerca de la manera en la que se reparten los recursos entre las especies y cómo éstas utilizan el hábitat en un ambiente dado y así especular sobre los factores y mecanismos que estarían determinando la estructura de la comunidad.

Para realizar cualquiera de estas determinaciones analíticas es necesario tomar una serie de decisiones importantes acerca de la ubicación, tamaño y número de muestras. La ubicación puede ser al azar, estratificada o sistemática dependiendo de la estructura del

sistema en estudio, del grado de heterogeneidad y del número de muestras que se va a usar. El número y el tamaño también están en función del grado de heterogeneidad. El costo es otro aspecto importante a tener en cuenta y está relacionado con la precisión requerida. Pero, por encima de todas estas consideraciones, se debe definir muy claramente qué es lo que se debe medir o estimar y para qué se lo hace. Los caracteres de las poblaciones y comunidades vegetales recién comentados no son más que manifestaciones del sistema, que configuran rasgos de su estructura y resultados de su funcionamiento. Si dedicamos tiempo y esfuerzo a observarlos y medirlos debe ser detrás de un objetivo. El objetivo deber estar bien claro en relación con el problema que deseamos atacar y resolver. Es imposible, al tratar en general los métodos analíticos, exponer cuáles son los objetivos y problemas posibles, pues éstos cubren toda la gama de cuestiones atacables por la ecología y sus aplicaciones. Tampoco es posible indicar de manera general qué tipo de mediciones es necesario hacer para casos particulares: decir por ejemplo en tales casos se debe medir cobertura y en tales otros frecuencia. Existen manuales que permiten ilustrarse acerca de métodos para el análisis de la vegetación (Mueller-Dombois y Ellemberg 1974; Mateucci y Colma 1982; Greig-Smith 1983). En cada situación particular el técnico, teniendo bien claro el objetivo que persigue, debe elegir los métodos de acuerdo a ese objetivo y a sus posibilidades físicas y económicas.

Bibliografia

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1987a. Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades. Ed. Omega, Barcelona.

Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1987b. La influencia de la depredación y de la perturbación en la estructura de las comunidades. En: Begon, M. et al. (eds.), Ecologia: Individuos, poblaciones y comunidades. Omega, Barcelona.

Brown, J. H., D. W. Davidson, J. C. Munger y R. S. Inouye. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. En: Diamond, J. y Case, T.J. (eds.), Community Ecology, p. 41-61. Harper & Row, N.Y.

Chesson, P.L. & Case, T.J. 1986. Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: Diamond, J. y Case, T.J. (eds.), Community ecology. Harper & Row, New York.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199: 1302-1310.

Crawley, M.J. 1987. The structure of plant communities. En: Crawley, M.J. (ed.), Plant Ecology, p. 1-50. Blackwell Sci. Publ., Oxford.

Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53: 7-26.

Greig-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. 3er. ed. Blackwell Sci. Publ., Oxford, UK.

Mateucci, S.D. y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografías O.E.A. 22, Washington, D.C.

Mueller-Dombois, D. y H. Ellemberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York.

Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 5: 295-307.

Pimm, S. L., J. H. Lawton y J. E. Cohen 1991. Food web patterns and their consequences. Nature 350: 669-74.

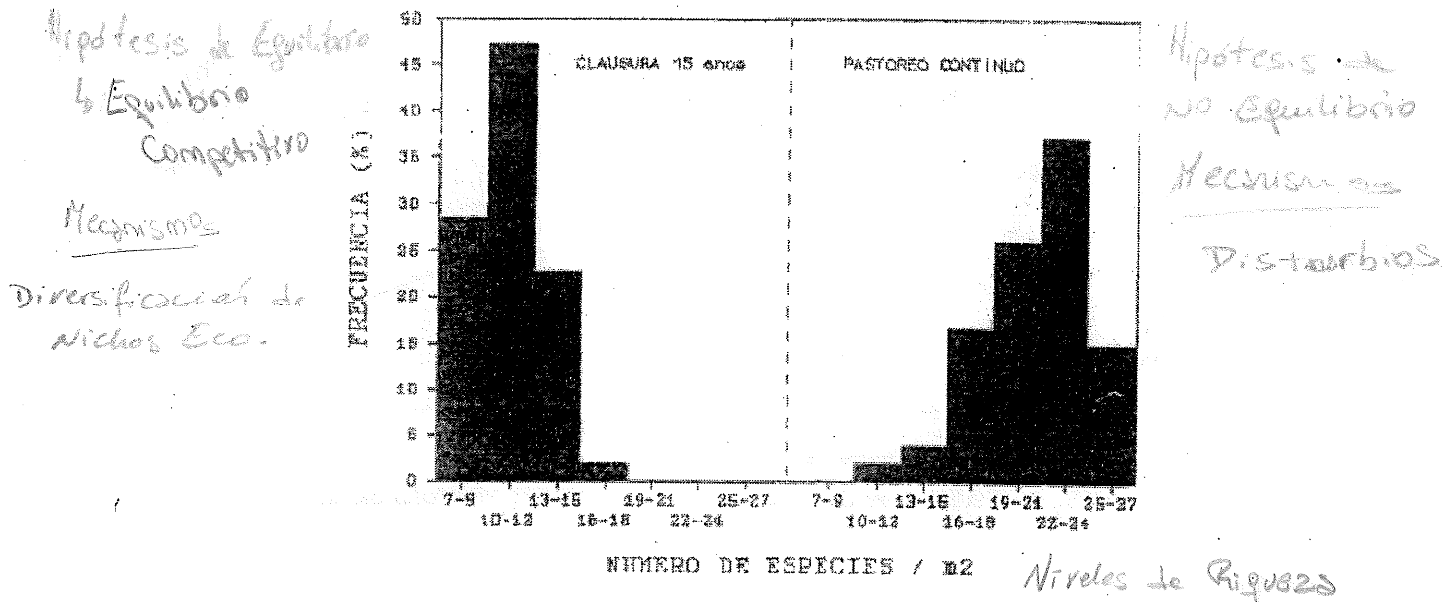
Roughgarden, J. y J. Diamond. 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology. En: Diamond, J. y Case, T.J. (eds.), Community Ecology, p. 333-343. Harper & Row, N.Y.

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.

PROBLEMAS

1 - La figura muestra la distribución de frecuencias del número de especies de la comunidad vegetal en 2 áreas adyacentes de un pastizal de la Depresión del Salado bajo distintas condiciones de pastoreo de vacunos. Los datos fueron obtenidos mediante el registro de todas las especies presentes en 50 marcos de 1 m². El número total de especies fue igual (54 spp) en ambas parcelas.

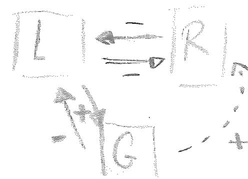
Interprete los resultados del gráfico y proponga una hipótesis que permita explicar las diferencias observadas en la estructura de la comunidad entre ambas situaciones. ¿Qué mecanismos permitirían la coexistencia de especies en cada comunidad ?



2 – En la depresión del Salado, se visitaron dos potreros sometidos a un régimen de pastoreo muy distinto (muy intenso vs. leve). En la Tabla siguiente se consignan algunos de los resultados obtenidos:

	REGIMEN DE PASTOREO	
	muy intenso	leve
Frecuencia de leguminosas	10%	40%
Frecuencia de rosetas	100%	50%

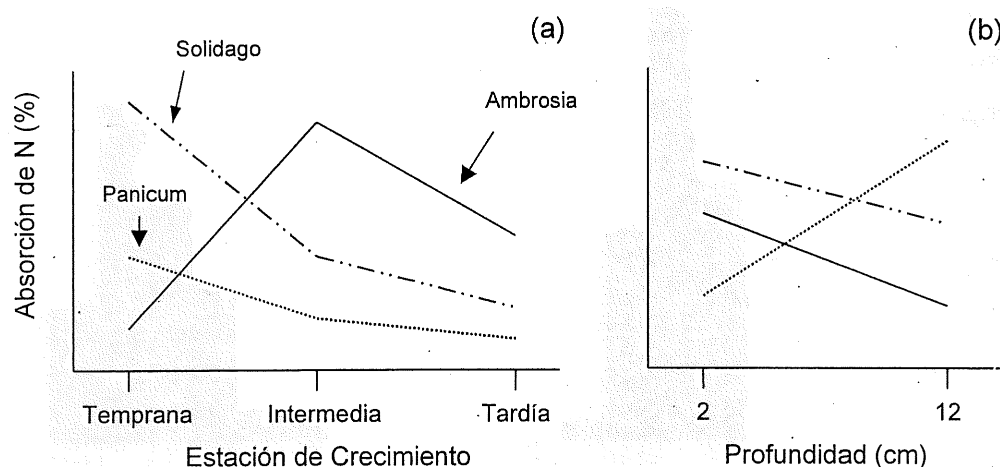
a) Qué interacciones existen entre ambos grupos de especies? y entre cada uno de ellos y el ganado?



b) Explique cómo el pastoreo modifica la estructura de la comunidad, a partir de los resultados presentados en la Tabla y de las interacciones que Ud. propuso en a)

c) Qué caracteres de la vegetación mediría para evaluar la calidad forrajera de ambos potreros?

3 - La figura muestra el patrón de absorción de nitrógeno (N) para tres especies herbáceas perennes, a dos profundidas diferentes y en tres momentos del año. Los datos corresponden a un estudio realizado en un pastizal con un suelo pobre en nitrógeno. Proponga una hipótesis que permita explicar la coexistencia de esas tres especies en la comunidad. Indique los supuestos de su hipótesis y al menos una predicción de la misma que pueda ser evaluada experimentalmente.



Cambios en la tasa de absorción de N (a) total durante la estación de crecimiento y (b) para raíces localizadas a dos profundidades. Los valores graficados muestran el porcentaje (%) de N extraído en relación al total absorbido por cada especie durante todo el año.

Hipótesis: Existe equilibrio competitivo por el N en la comunidad.

Supuestos: el N del suelo permite mantener en equilibrio competitivo a esta comunidad.

Predicciones

- Aumentar el nivel de N no afectaría al equilibrio competitivo.
- Disminuirlo podría afectarlo, aumentando la competencia.

CAPÍTULO 7

ECOSISTEMA: Flujo de Energía

1. Introducción

Los ecosistemas están compuestos por organismos que absorben, transforman y transfieren energía y compuestos químicos. La fuente energética inicial para todos los ecosistemas es el sol. Los **productores primarios** son los organismos que constituyen la entrada de energía en los ecosistemas, al transformar el agua y el CO_2 en hidratos de carbono a partir de la energía solar. Todos los demás organismos de un ecosistema son mantenidos por esta entrada de energía. Existen dos grandes grupos de organismos que dependen de los productores primarios: los **consumidores** son aquellos que obtienen su energía y nutrientes a partir de organismos vivos, mientras que los **descomponedores** son los que satisfacen esas necesidades a partir de organismos muertos.

En clases anteriores hemos discutido conceptos relacionados con individuos, poblaciones y comunidades. Cada una de estas entidades representa distintos niveles de una escala jerárquica. Cada nivel jerárquico posee propiedades únicas que lo caracterizan. Por ejemplo, las tasas de natalidad y mortalidad son atributos demográficos que caracterizan a las poblaciones y carecen de significado cuando se los trata de aplicar a un nivel inferior como el del individuo. En el caso de los ecosistemas surgen dos principales atributos que les son propios y que van a ocupar la mayor parte de nuestra discusión: (1) la captación de la energía radiante y su transferencia entre distintos organismos (este capítulo) y (2) la circulación de materiales (nutrientes) a través de distintos grupos de organismos en su interfase con el suelo y la atmósfera (próximo capítulo).

2. Flujo de Energía

La energía solar incidente es captada parcialmente por las plantas verdes y transferida como forraje a los herbívoros, como presas a los carnívoros, y como materia muerta desde cualquiera de esos componentes a los descomponedores. Este flujo está representado en la Fig. 1. Se puede observar en la figura que el flujo de energía a través de los distintos **niveles tróficos** (productores, consumidores primarios, consumidores secundarios y descomponedores) está compuesto a su vez por un elevado número de flujos parciales que completan el flujo de energía y materiales en el ecosistema. El hombre puede estar interesado

en controlar alguno de estos flujos con el objetivo de obtener algún producto o servicio.

La cantidad de luz absorbida (**LA**) está directamente determinada por la cantidad de área foliar presente en un ecosistema. La transformación de esa luz absorbida en productividad primaria bruta (**PPB**) depende de la medida en que la luz absorbida es transformada en fotosintatos o bien es perdida como calor. La productividad primaria neta (**PPN**) es uno de los flujos más importantes en todo ecosistema ya que representa la entrada de energía que estará disponible para los otros niveles tróficos. La productividad primaria neta resulta de la diferencia entre la bruta y la respiración del nivel de productores. No toda la productividad primaria neta es consumida por los consumidores primarios o herbívoros (**CH**). Una parte del tejido vegetal muere y es descompuesto sin ser aprovechada por ellos; a este flujo se lo llama "no utilizado" (**NU**) o, también, productividad neta de la comunidad (**PNC**).

PAR: Luz fotosintéticamente activa.
LA: Luz absorbida
RA: Respiración de autótrofos
PPN: Productividad primaria neta
CH: Consumo de herbívoros
CC: Consumo de Carnívoros
NU: No utilizado
PNC: Productividad neta de la comunidad
NA: No asimilado
RH: Respiración de herbívoros
PS: Productividad secundaria
PT: Productividad terciaria o de carnívoros
RC: Respiración de carnívoros
RD: Respiración de descomponedores
PNE: Productividad neta del ecosistema

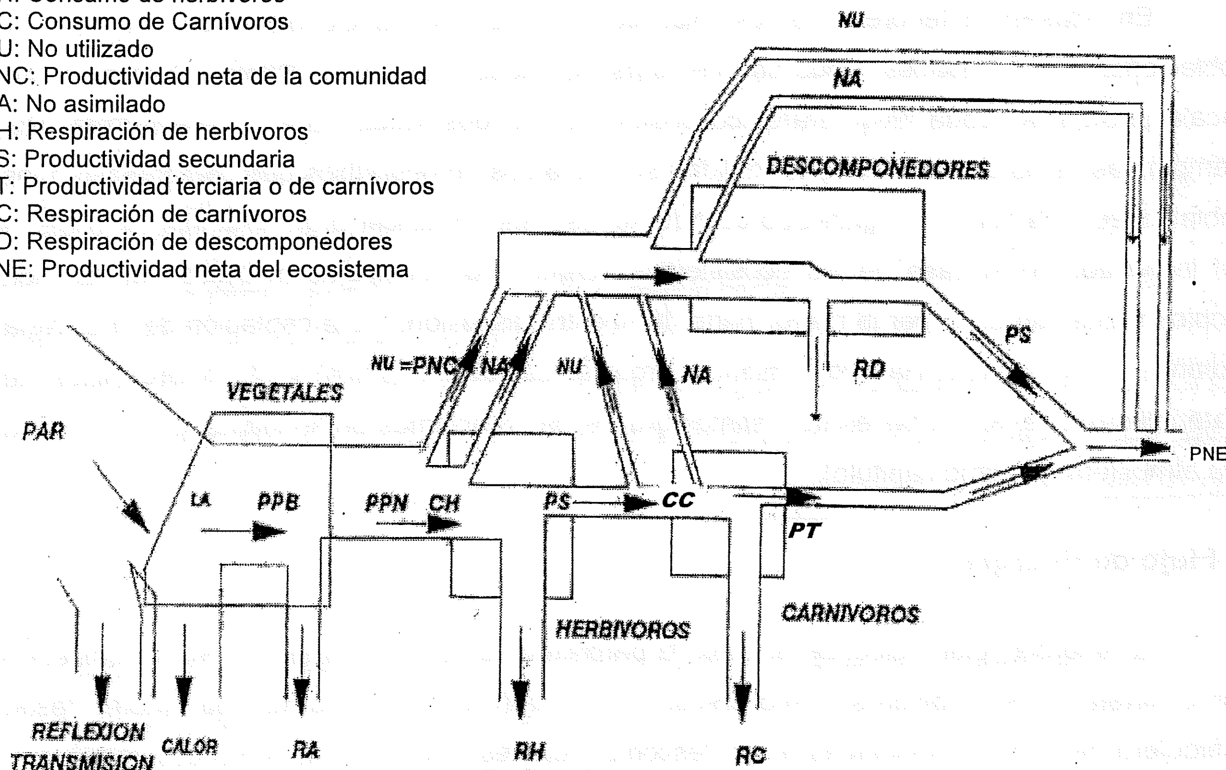


Fig. 1. Flujo de energía en el ecosistema. Los tamaños relativos de los flujos y compartimentos son los atributos que definen el funcionamiento y por lo tanto la identidad de cada ecosistema. Las flechas indican el sentido de los flujos. Las flechas hacia abajo son transformaciones de energía cuyo producto, finalmente, deja de ser aprovechable por los organismos.

VARIABLES DE FLUJO Y DE ESTADO, FLECHAS Y CAJAS

Cuando se estudia el flujo de energía, el ciclo de nutrientes o cualquier sistema dinámico es importante saber distinguir entre variables de flujo y de estado. Los flujos toman valores que representan velocidades de un determinado proceso, mientras que las variables de estado toman valores que representan el tamaño de los componentes de un sistema en un momento determinado. Los flujos se suelen representar esquemáticamente mediante flechas mientras que las variables de estado se indican mediante cajas. En el diagrama de flujo del la Fig. 1, los procesos indicados mediante flechas son velocidades que se expresan en cantidad de energía por unidad de superficie y de tiempo. La cantidad de energía presente en forma de vegetales, herbívoros, carnívoros y descomponedores, en cambio, está dada por el tamaño de las cajas expresado en cantidad de energía por unidad de superficie.

No todo lo que consumen los herbívoros en un ecosistema pasa a formar parte de sus tejidos, sino que una buena parte no es asimilada y se pierde en forma de heces (**NA**). Además, los herbívoros consumen una parte de la energía asimilada en procesos de mantenimiento y crecimiento. Ese consumo de energía está representado en la figura como pérdidas en respiración de los herbívoros (**RH**), aunque estrictamente incluye también a las pequeñas pérdidas de energía por la orina. La porción de la energía asimilada que no se pierde por respiración en los herbívoros queda disponible para los consumidores secundarios o carnívoros y se llama productividad secundaria (**PS**). El pasaje de energía desde los herbívoros a los carnívoros es cualitativamente similar al descripto desde las plantas a los herbívoros. Existe una porción no utilizada, otra no asimilada y otra respirada. El resto es la energía fijada en el compartimiento carnívoro y se llama, al igual que en el caso anterior, productividad secundaria (**PS**). El material tanto animal como vegetal que muere sin haber sido consumido o asimilado por los herbívoros y carnívoros es aprovechado por los descomponedores con un esquema similar a lo anteriormente descripto.

3. Niveles Tróficos

El modelo de la Figura 1 simplifica el flujo de energía al suponerlo bastante aproximado a una transferencia secuencial de un nivel al siguiente. El nivel trófico está dado por el número de veces que la energía fue asimilada por un organismo antes de ser asimilada por el organismo en cuestión. Así, por ejemplo, el tercer nivel trófico, comúnmente asignado a los carnívoros,

asimila energía que ya fue asimilada dos veces (una por el primer nivel o productores y otra por el segundo nivel, comúnmente asignado a los herbívoros). Sin embargo, si se intenta asignar organismos específicos a los niveles indicados en la figura se encuentran rápidamente algunas complicaciones. El concepto de redes tróficas (capítulo 6) muestra claramente que las especies comúnmente consumen a otras ubicadas en distintos niveles (por ejemplo una especie que sea a la vez herbívora, detritívora y carnívora). ¿Cómo se ubicaría la energía contenida en esa especie en el modelo de la Figura 1?

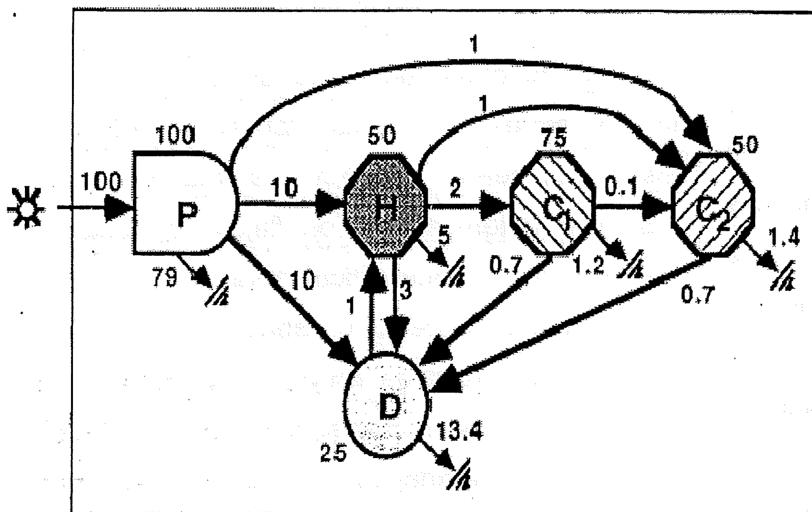


Fig. 2. Flujo de energía en forma de red trófica con los organismos asignados de acuerdo a criterios taxonómicos o de prevalencia de un comportamiento trófico. P: productores primarios, H: herbívoros, C1: carnívoros primarios, C2: carnívoros secundarios, D: descomponedores. Por simplicidad, se han resumido todas las pérdidas en un solo flujo por nivel. Los números asociados con cada compartimiento corresponden a cantidades de energía en cada nivel y los asociados con flechas corresponden a tasas de transferencia o flujos.

Aparecen dos soluciones posibles a este problema (Burns 1989). Una consiste en considerar el flujo de energía no como en la Figura 1 sino como una red compleja, con las especies asignadas a "niveles tróficos" de acuerdo a criterios taxonómicos o de prevalencia de un comportamiento trófico (plantas, herbívoros, depredadores, descomponedores, etc.), tal como se indica en la Figura 2. De acuerdo con este criterio, la energía contenida en la hipotética especie herbívora, detritívora y carnívora se ubicaría en el nivel que le fuera más afín a juicio del observador. La otra consiste en mantener un esquema lineal de flujo de energía como el de la Figura 1, pero con los niveles tróficos estrictamente asignados por el criterio de pasos previos de asimilación de la energía. En este caso, los niveles tróficos estarían integrados por mezclas de las categorías del modelo en red de la Figura 2. De acuerdo con este criterio, la energía contenida en la hipotética especie herbívora, detritívora y carnívora se ubicaría por partes en tres niveles tróficos de manera proporcional al origen de esa energía.

4. Agroecosistemas y Subsidios de Energía

En un agroecosistema, el manejo procura conducir la energía solar hacia la obtención de ciertos productos vegetales o animales. Por ejemplo, en un sistema pastoril, se busca manejar algunos flujos parciales. Por ejemplo se trata de: reducir lo no utilizado por los herbívoros mediante el mantenimiento de cargas relativamente altas, reducir lo no asimilado mediante la utilización de forrajes de alta digestibilidad, o reducir lo respirado proveyendo sombra, abrigo, reduciendo el movimiento de los animales o controlando parásitos y enfermedades. A veces, medidas tendientes a alterar un aspecto del flujo de energía pueden tener efectos no deseados en otros. Por ejemplo, tratar de maximizar un objetivo como el del aumento de la PS mediante una drástica reducción de PNC podría reducir peligrosamente el aporte de materia orgánica al suelo y alterar, en el largo plazo, su estructura y, por lo tanto reducir la PPN y, consecuentemente, la PS.

Prácticamente todas estas intervenciones requieren energía que, de esta manera, se suma a la provista por la radiación solar. La elevada productividad de las cosechas y de los rodeos se mantiene en parte mediante estos suministros adicionales de energía que tienen lugar a través del cultivo, la irrigación, la fertilización, selección genética y control de insectos. El combustible utilizado para accionar la maquinaria agrícola constituye un suministro de energía y, como la luz solar, puede medirse en calorías. Toda fuente de energía que reduce el costo de mantenimiento del ecosistema y aumenta la canalización de energía hacia la producción se conoce como **subsidio de energía**.

A su vez, los agroecosistemas están sujetos a las influencias de las variables ambientales que controlan diversos aspectos del flujo de energía. Por ejemplo, los cambios de precipitación media anual desde un semidesierto a un pastizal subhúmedo se asocian con fuertes aumentos de productividad primaria neta (Sala et al. 1988). Y las variaciones entre tipos de suelos dentro de un paisaje o las variaciones de la temperatura a lo largo de un año pueden cambiar sensiblemente la proporción de la luz incidente que es absorbida por la vegetación.

¿Cómo pueden visualizarse estos subsidios de energía y estos controles ambientales de los agroecosistemas en los términos del modelo de la Figura 1? En la mayoría de los casos, resulta útil considerar que actúan sobre una o más pérdidas del flujo. Por ejemplo, el riego de un cultivo, al promover un aumento en el área foliar, reduce la proporción de luz incidente que no es absorbida (la primera pérdida de la Figura 1). Y ¿por qué aumenta el área foliar respecto

de una situación sin riego? Porque al mejorar el estado hídrico de las plantas disminuye la proporción de energía absorbida que se pierde como calor y aumenta por lo tanto la productividad primaria bruta. Similar razonamiento se puede aplicar con bastante éxito a todas las intervenciones agronómicas. En la gran mayoría de los casos, los subsidios de energía no se incorporan al producto final (ni una kilocaloría del grano de soja proviene de una kilocaloría de gasoil o de glifosato). Lo que lograron, eventualmente, las kilocalorías de gasoil o de glifosato es que se condujera mayor cantidad de energía solar a la producción de granos. Hay excepciones por supuesto: la iluminación artificial de invernáculos y la importación de alimentos para el ganado, por ejemplo, son incorporaciones de energía que aumentan directamente la productividad.

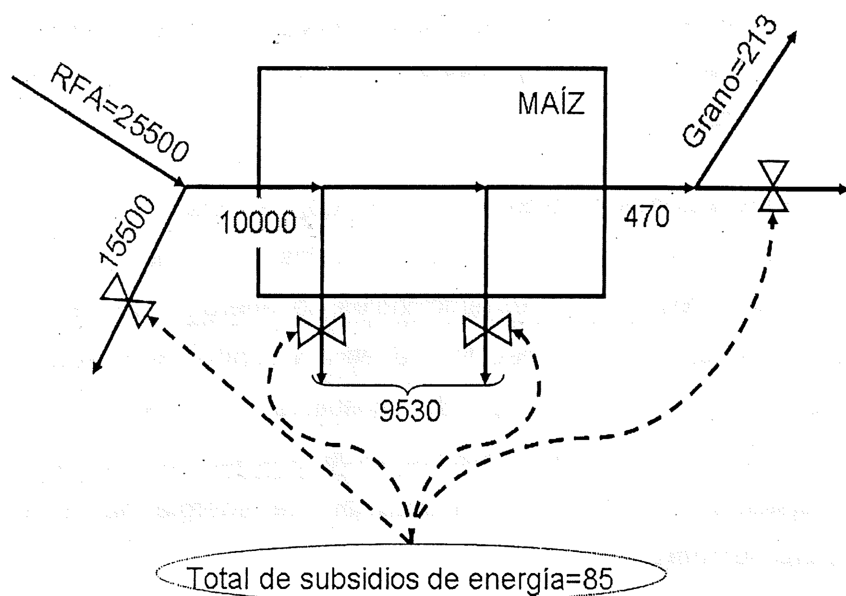


Fig. 3. Flujo de energía en un cultivo de maíz en Balcarce, provincia de Buenos Aires. Las flechas corresponden a los flujos de la Figura 1. Las "válvulas" representan la acción de variables de control. Los números corresponden a Giga Joules/ha.año. Todos los datos del cultivo fueron tomados de Andrade (1998). Los de subsidios de energía fueron tomados de Pimentel y Dazhong (1990). Nótese que el flujo se ha simplificado y no incluye otros niveles tróficos.

Un cultivo de maíz (Figura 3) sirve de ejemplo de flujo de energía a partir de la luz solar (Andrade 1998), al cual se le ha incorporado la energía de subsidio a partir de datos de un cultivo similar en Estados Unidos (Pimentel y Dazhong 1990). Surgen varios elementos dignos de comentar. En primer lugar, llama la atención la magnitud de las pérdidas de radiación, tanto en el paso de absorción como en el de producción primaria. Las pérdidas por radiación no absorbida corresponden a todo el período de barbecho, en el que el cultivo no está presente, y a los períodos de crecimiento y senescencia, en los que el cultivo no llega a absorber toda la radiación incidente. Las pérdidas de energía entre la absorbida y la producción neta son proporcionalmente mayores a la recientemente descripta. Sin embargo, estas "pérdidas" representan en buena medida mecanismos importantes de productividad, como la transpiración y respiración del cultivo. En segundo lugar, y como consecuencia de lo anterior, es notable la pequeña

proporción de energía obtenida en el grano en relación con la incidente (aproximadamente 0.8% si se toma la radiación fotosintéticamente activa incidente -PAR- o 0.4% si se toma toda la energía incidente). Finalmente, esta cuantificación resalta la pequeñez de los subsidios de energía en comparación a los ingresos de energía solar (85 vs 25500), pero al mismo tiempo ilustra que ese comparativamente pequeño subsidio transforma lo que de otra manera hubiera sido un sistema natural en uno que produce granos. Estas dos caras de los subsidios de energía, la de su pequeñez en relación con el aporte de la naturaleza y la de su grandeza en relación con la transformación que logran, deberían ser muy aleccionadoras para quienes manejan los ecosistemas.

La acción de los subsidios de energía sobre las pérdidas del flujo plantea una serie de consideraciones sobre la relación entre ambiente, agricultura y dotación genética de las especies domésticas. H.T. Odum (E.P. Odum 1972) resume este punto particularmente importante como sigue:

"El éxito del hombre en cuanto a adaptar algunos sistemas naturales a su uso personal ha resultado esencialmente del proceso consistente en aplicar a sistemas animales y vegetales, circuitos auxiliares de trabajo provenientes de fuentes tan ricas en energía como son el combustible fósil y la energía atómica. Actualmente la agricultura, la silvicultura, la ganadería, el cultivo de algas, etc., implican cuantiosas corrientes de energía auxiliar que realizan una gran parte del trabajo que había que efectuar personalmente en sistemas anteriores.

Por supuesto, cuando proporcionamos el apoyo auxiliar, las especies anteriores ya no están adaptadas, ya que sus programas interiores las obligarían a seguir duplicando la actividad anterior y no habría ahorro alguno. En cambio, las especies que no poseen el mecanismo para el autoservicio llevan ventaja y son seleccionadas ya sea por el hombre o por el proceso natural de supervivencia. La domesticación llevada al extremo produce 'máquinas de materia orgánica', como las gallinas ponedoras de huevos o las vacas productoras de leche, que apenas pueden levantarse. Toda la labor de autoservicio de estos organismos es proporcionada por nuevas vías controladas y dirigidas por el hombre, de subsidios de energía auxiliar. En realidad, la energía para las papas, la carne de res y productos vegetales de cultivo intenso proviene en gran parte de los combustibles fósiles más bien que del sol. Esta lección se ha pasado probablemente por alto en la enseñanza del público en general. Muchas personas

creen que el gran progreso en materia de agricultura, por ejemplo, se debe únicamente a la inventiva del individuo de producir nuevas variedades genéticas, siendo así que, en realidad, el empleo de tales variedades se basa en el bombeo enorrne de energía de subsidio. Aquellos que tratan de mejorar la agricultura sin proporcionar la labor auxiliar del sistema industrial no comprenden los hechos de la vida. Las recomendaciones a los países subdesarrollados que se basan en la experiencia de los países avanzados no pueden tener éxito si no van acompañadas de un acceso a mayores fuentes de energía auxiliar..."

El párrafo de Odum indica que no se puede aumentar la productividad de los sistemas agrícolas mediante la simple introducción de variedades genéticamente superiores. Ellas requieren la protección de parásitos y herbívoros y la disponibilidad de suelos con altos niveles de fertilidad. Lo opuesto también suele ser cierto: el subsidio de energía a sistemas dominados por especies adaptadas a la escasez de recursos no suele resultar en aumentos de productividad (Chapin et al. 1986).

5. El Flujo de Energía en Distintos Sistemas

Los ecosistemas difieren en las magnitudes que adquieren las cajas y flechas de su flujo de energía. La Figura 3 sobre el cultivo de maíz en Balcarce constituye ya un ejemplo presentado, el cual se puede comparar con otros. En un sistema de producción ganadera en el Partido de La Madrid, provincia de Buenos Aires (Figura 4) aparece naturalmente como relevante el nivel trófico de los herbívoros. Se observa que las pasturas absorben una proporción similar de la energía incidente que el cultivo de maíz (Figura 3), aunque hay que tener en cuenta que el patrón estacional es bien diferente: más regularmente distribuido en el caso de las pasturas que en el del maíz (Guerschman y Paruelo 2005). Se observa también la gran magnitud de las pérdidas proporcionales de energía entre la productividad primaria neta aérea y la productividad secundaria. Como en el caso de la Figura 3, no están cuantificados todos los flujos, pero para tener una idea un poco más completa, se puede estimar que el ganado consume el 60% de la productividad aérea de estas pasturas, con lo cual el consumo sería de 81 GJ/ha.año, y que la digestibilidad sea también de un 60%, con lo cual lo asimilado sería 48 GJ/ha.año y lo respirado 45.4 GJ/ha.año. La respiración de las pasturas es, aproximadamente, el doble de la productividad primaria (Macfadyen 1964), por lo cual la mayor parte de las pérdidas entre radiación absorbida y producción primaria corresponden a las pérdidas por calor. En cambio, en el nivel de herbívoros, las pérdidas por respiración equivalen

a varias veces la productividad secundaria (17 veces en la Figura 4).

Eficiencia Ecológica $= \frac{2{,}6}{135} \cdot 100$

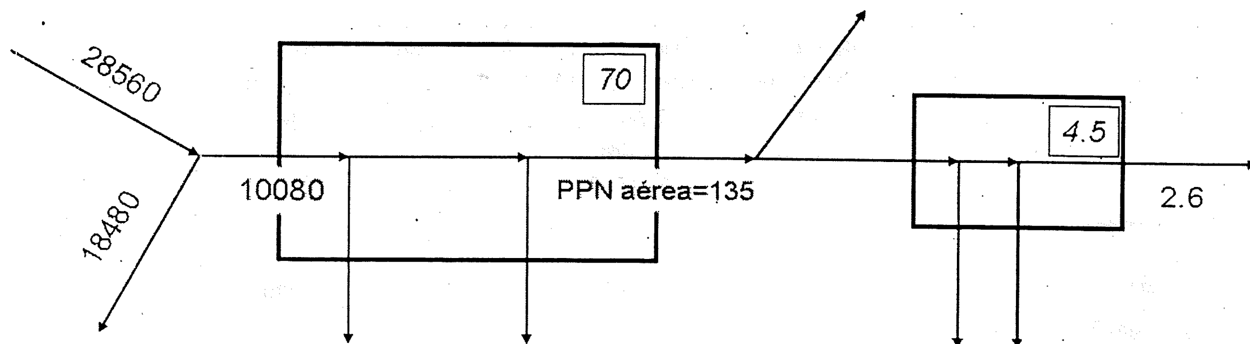


Fig. 4. Flujo de energía en un establecimiento de La Madrid, provincia de Buenos Aires. Las flechas corresponden a los flujos de la Figura 1. Los números corresponden a Giga Joules.ha^{-1}.$año^{-1}$, excepto por los dos números recuadrados en cursiva que corresponden a variables de estado en Giga Joules.ha^{-1}.[redacted]. Los datos de producción de carne y de carga fueron provistos por Fernando Pacín. Los datos de radiación en el compartimiento del forraje fueron obtenidos por el Sistema de Seguimiento Forrajero (Segf) del Laboratorio de Análisis Regional y Teledetección, FAUBA (Grigera et al. 2007a, 2007b). Nótese que el flujo se ha simplificado: no incluye otros niveles tróficos y se ha supuesto que el ganado es el único consumidor primario. El recurso forrajero predominante en el establecimiento es pastura de alfalfa, festuca y pasto ovillo.

Como puede verse en el Cuadro I, los ecosistemas difieren sensiblemente en la magnitud de los flujos parciales de energía. Los sistemas naturales no se diferencian tanto de los cultivados por su productividad primaria bruta. Por supuesto, el hombre aumenta en algunos casos la productividad primaria bruta proporcionando agua y nutrientes allí donde estos son limitantes. Sin embargo, el hombre aumenta sobre todo las productividades primaria neta y neta de la comunidad, mediante subsidios de energía que reducen las pérdidas dentro del nivel de productores y el consumo heterotrófico.

1 J = 0,24 Cal
4,18 J = 1 Cal
1 Giga J = 10^9 J

CUADRO I. Productividad, respiración y consumo heterotrófico de distintos ecosistemas (GigaJoules/ha.año) y porcentaje de la PPN y la PNC en relación a la PPB.

	Campo de alfalfa (EEUU)	Plantación joven de pino (Inglaterra)	Bosque de edad media de pino y roble (N.York)	Manantial (Silver Springs, Florida)	Selva (Puerto Rico)	Sonda Costera (L. Island, N.York)
Productividad primaria bruta (PPB)	1022	511	482	872	1886	239
Respiración autotrófica (RA)	385	197	268	503	1341	134
Productividad primaria neta (PPN)	637	314	210	369	545	105
Consumo heterotrófico (CH)	34	193	126	285	545	105
Productividad neta de la comunidad (PNC)	603	122	84	84	Muy baja o nula	Muy baja o nula
Razón PPN/PPB (porcentaje)	62,3	61,5	43,5	42,5	28,5	43,8
Razón PNC/PPB (porcentaje)	59	23,8	17,4	9,6	0	0

Estas consideraciones sobre diferentes flujos de energía en diversos ecosistemas llevan al concepto de eficiencia. En términos generales, una eficiencia es un cociente entre producto e insumo (expresada en proporción o en porcentaje). En el marco del flujo de energía en un ecosistema se pueden definir varias eficiencias relevantes para distintos propósitos. En el ejemplo de la Figura 4, el cociente entre productividad secundaria y primaria aérea equivale a 2.6/135=1.9%. De manera similar, y de acuerdo a la disponibilidad de datos, se pueden calcular otras eficiencias, como las de las dos últimas filas del Cuadro I. Los subsidios de energía (Figura 3), al disminuir las pérdidas aumentan la eficiencia entre el flujo que antecede y el que sucede a la pérdida. Sin embargo, puede ser de interés estimar otra eficiencia, que incluya también a la energía del subsidio en el denominador. Este nuevo cálculo puede resultar en una pérdida de eficiencia como consecuencia de la aplicación del subsidio.

6. Descomponedores y Productividad Neta de los Ecosistemas

La función crucial de los descomponedores en los ecosistemas se verá con más detalle en el capítulo siguiente, pero es conveniente destacar aquí su importancia y la de un compartimiento no trófico en el que se suele almacenar una parte importante de la energía de un ecosistema: la materia orgánica del suelo. En ambientes templados de pastizal, por ejemplo, el suelo contiene varias veces más carbono orgánico que la vegetación (aproximadamente un orden de magnitud más). Los descomponedores constituyen a su vez aproximadamente un 10% del carbono orgánico del suelo. Esto significa que si bien la Figura 1 representa un sistema trófico en estado estable existe un importante reservorio de energía no incorporado a ningún organismo que no está incluido en la figura, pero que debe ser tenido en cuenta (Macfadyen 1964). Para comprender el flujo representado a la derecha de la Figura 1 (PNE, o productividad neta del ecosistema), es necesario pensar el modelo en función del tiempo, con la posibilidad de situaciones de no equilibrio y con este compartimiento de materia orgánica del suelo. Si la entrada de energía supera la suma de todas las pérdidas por respiración habrá un balance positivo en el flujo de energía. Su consecuencia será un aumento en el tamaño de uno o más de los compartimientos (las "cajas" de la Figura 1 y/o la de la materia orgánica). Si las pérdidas superan al ingreso de energía, PNE será igual a cero y el tamaño de una o más de las cajas se reducirá. Se dice que PNE es cero en lugar de adjudicarle un valor negativo porque por definición la productividad no puede ser negativa. Para acomodar estos casos se usa cada vez con más frecuencia el concepto de intercambio neto de energía del ecosistema, el cual no difiere de la PNE en cuanto a método de cálculo pero sí puede tomar valores negativos (Chapin et al. 2002).

Bibliografía

Andrade F.H. 1998. Posibilidades de expansión de la producción agrícola. Interciencia 23:218-226.

Burns T.P. 1989. Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. Ecology 70:1355-1362.

Chapin FS, Vitousek PM, Van Cleve KV. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. American Naturalist 127:48-58.

Chapin F.S., Matson P.A., Mooney H.A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York.

Grigera G., Oesterheld M., Pacin F. 2007a. Monitoring forage production for farmers' decision making. Agricultural Systems 94:637.

Grigera G., Oesterheld M., Durante, M. Pacin F. 2007b. Evaluación y seguimiento de la productividad forrajera. Revista Argentina de Producción Animal, 27, 135-146.

Guerschman J.P., Paruelo J.M. 2005. Agricultural impacts on ecosystem functioning in temperate areas of North and South America. Global Planetary Science 47:170-180.

Macfadyen A. 1964. Energy flow in ecosystems and its exploitation by grazing. In: Crisp DJ (ed) Grazing in terrestrial and marine environments. Blackwell sci. Pubblication, pp 3-19

Odum, E.P. 1972. Ecología. Nueva Editorial Interamericana. Tercera edición pg. 639.

Pimentel D., Dazhong W. 1990. Technological changes in energy use in United States agricultural production. In: Gliessman SR (ed) Agroecology. Researching the ecological basis for sustainable agriculture. Springer-Verlag, New York, pp 147-164.

Sala O.E., Parton W.J., Joyce L.A., Lauenroth W.K. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. Ecology 69:40-45.

1qq = 100 Kg

PROBLEMAS

1. a) Esquematice en un diagrama el flujo de energía en un cultivo de maíz en Pergamino. Identifique y describa las variables de estado, los flujos y las variables de control.

b) Indique en el diagrama los flujos que se modificarían más directamente por la aplicación de subsidios de energía para aumentar la productividad neta de la comunidad, y cuáles podrían ser dichos subsidios.

c) Calcule la PPN de este ecosistema considerando un rendimiento de grano seco de 60 qq/ha. Asuma un índice de cosecha (peso de grano/ biomasa aérea) de 0.4 y una relación biomasa raíz/ biomasa aérea de 0.1. Cuál sería el mínimo flujo de materia disponible para los descomponedores?.

d) Calcule la productividad neta del ecosistema suponiendo que para los descomponedores la productividad neta es de 3 g/m^2.año, el no utilizado es 0.6 g/m^2.año y el no asimilado es 0.3 g/m^2.año. Además se sabe que la productividad neta del último nivel trófico de la cadena es de 1g/m^2.año.

e) e)Calcule la eficiencia energética de la PNE en relación con la PPN de este ecosistema. Qué efecto tendrían sobre ella los subsidios de energía mencionados en b)?

f) ¿Qué modificaciones introduciría en el diagrama de flujo de energía si el modelo va a ser utilizado para evaluar el efecto de la aplicación de herbicidas sobre el rendimiento del cultivo?

2. Identifique la <u>única afirmación correcta:</u>

a) La productividad secundaria es máxima cuando la productividad primaria neta es máxima. ?

b) Toda la energía radiante que llega a un ecosistema es acumulada por los vegetales en moléculas orgánicas. F

c) La productividad primaria neta es la fracción de la energía captada en la fotosíntesis que no es liberada por la respiración de las plantas. V

d) La radiación fotosintéticamente activa (PAR) es la única forma de energía que afecta al funcionamiento de los ecosistemas. F

e) La fracción de la energía radiante incidente que no es asimilada por los vegetales pasa a los descomponedores. F

CAPÍTULO 8
CICLO DE LA MATERIA

1. Introducción

Comprender el funcionamiento de los ecosistemas requiere analizar el intercambio de energía y de materia. Muchas veces, ambas siguen las mismas vías dentro del ecosistema; el caso más claro es el del carbono, que ingresa en la estructura trófica cuando el CO_2 es fijado por los productores. Si queda incorporado en los tejidos vegetales, estará disponible para ser consumido como parte de un azúcar, un lípido, una proteína o, más a menudo, una molécula de celulosa. Sigue exactamente la misma vía que la energía, siendo sucesivamente ingerido, defecado, asimilado y, quizás, incorporado a un tejido animal. Pero aquí termina la similitud entre el carbono (y los materiales en general) y la energía. Cuando la molécula en la que se encuentra el carbono es finalmente catabolizada, la energía que había sido almacenada en los enlaces químicos se disipa en forma de calor, mientras que el carbono es liberado de nuevo a la atmósfera en forma de CO_2. La energía que se ha transformado en calor ya no puede ser utilizada por los seres vivos para efectuar trabajo ni para impulsar la síntesis de biomasa. Si bien tiene un posible uso momentáneo en el mantenimiento de la temperatura corporal, este calor se pierde finalmente en la atmósfera, y se dice que la energía se ha disipado. En cambio, el CO_2 liberado durante la respiración puede ser utilizado de nuevo en la fotosíntesis.

El carbono y los llamados nutrientes minerales (nitrógeno, fósforo, etc.) se hallan a disposición de las plantas en forma de moléculas inorgánicas simples en la atmósfera o disueltas en el agua. Ambos tipos pueden ser incorporados por las plantas a los compuestos químicos orgánicos complejos de la biomasa. Sin embargo, en última instancia quedan de nuevo disponibles cuando los compuestos químicos son metabolizados, ya sea dentro de los organismos o como resultado de la actividad de los descomponedores. La cantidad de nutrientes es limitada; cuando parte de ellos son "capturados" por los organismos, necesariamente se reduce la cantidad que queda disponible para el resto de la comunidad. Si las plantas y sus consumidores no sufrieran finalmente la descomposición, el suministro de nutrientes se agotaría. Por eso, la actividad de los organismos heterótrofos es crucial para impulsar el ciclo de los nutrientes y, por lo tanto, para mantener la productividad.

Debido a que los ciclos de materiales incluyen tanto los componentes bióticos como los abióticos de los ecosistemas, se los llama ciclos biogeoquímicos. Hay dos tipos generales: atmosféricos y sedimentarios. Para el agua, el carbono y el nitrógeno, la atmósfera funciona

como la principal reserva abiótica, y por lo tanto el ciclo de estos elementos adquiere una dimensión planetaria. El grupo de ciclos sedimentarios, que incluye al del fósforo, el azufre, el potasio, el calcio y los elementos menores, todos con poca movilidad en el suelo, se caracteriza por ocurrir en una escala más localizada, al menos en el corto plazo. Para estos elementos, la principal reserva abiótica está en el suelo, desde donde son absorbidos por las raíces y a donde son devueltos, por la actividad de los descomponedores, generalmente en un lugar próximo al de absorción.

El hecho de que los materiales puedan reutilizarse no significa que su ciclo se cumpla siempre dentro de los límites definidos para un sistema (ver por ejemplo dos escalas del ciclo del nitrógeno en las Figuras 4 y 5). Es claro, por ejemplo, que no todo el carbono liberado por la respiración de un rodeo vacuno será fijado por la pastura que lo sustenta, y que no toda el agua evapotranspirada por los cultivos y pastizales de un departamento de la provincia de Córdoba volverá a precipitarse nuevamente allí. Dada una escala espacio-temporal suficientemente amplia, sin embargo, siempre es posible discernir un ciclo para los materiales. Para conocer la dinámica a largo plazo de los elementos con ciclo biogeoquímico del tipo sedimentario, por ejemplo, se requiere considerar tiempos geológicos: la meteorización de las rocas en los continentes, el transporte al mar por los cursos de agua, y la incorporación desde el fondo de los océanos al manto (por un proceso llamado subducción), desde donde pueden retornar a la superficie de los continentes por efecto de la actividad volcánica.

En términos generales, se dice que los ecosistemas son más abiertos o cerrados en la medida que intercambien mayor o menor cantidad de materiales con el medio externo, respectivamente. Que un ecosistema se comporte como más o menos cerrado no es solamente un problema de percepción, sino que también depende de algo que, por ahora, podemos llamar grado de madurez del sistema. En general, a mayor madurez corresponde una mayor biomasa acumulada y un mayor reciclaje interno de nutrientes. Casi todas las modificaciones introducidas por el hombre con propósitos productivos tienden a reducir el grado de madurez del ecosistema. La consecuencia, entonces, es una disminución del reciclaje interno y un aumento del intercambio de materiales a través de los límites del ecosistema. Se ha propuesto, incluso, que la cantidad de nitrógeno exportada por hectárea y por año puede ser un indicador sencillo y objetivo de la intensidad de determinadas actividades agropecuarias. Por otra parte, los ecosistemas más maduros tienden a encontrarse, desde el punto de vista del balance de materiales, en equilibrio: las entradas se igualan aproximadamente con las

salidas; los menos maduros, en cambio, experimentan a lo largo del tiempo una pérdida o ganancia neta de uno o más materiales.

2. Ciclo de la Materia. Reservorios, transferencias y tiempos de residencia

Para estudiar los ciclos de materiales resulta conveniente, como en otros casos, pensar en términos de reservorios (cantidades almacenadas) que intercambian materiales entre sí a través de distintos flujos. Que un reservorio represente la mayor cantidad almacenada no significa necesariamente que constituya la porción más activa. Esto es particularmente claro para el carbono y el fósforo, en los que la gran reserva es la corteza terrestre (Figuras 1 y 2), pero también sucede en otros casos. Por ejemplo, la mayor parte del nitrógeno de un ecosistema se encuentra en la atmósfera como N_2, que es biológicamente inerte para la mayoría de los organismos (Figura 3). Incluso el nitrógeno del suelo tiene una fracción activa, representada por el NO_3^- y el NH_4+, que resulta muy pequeña en comparación con el reservorio orgánico.

Independientemente de la relevancia biológica de los reservorios, el tamaño de cada uno de ellos depende del balance entre las entradas y las salidas. Si suponemos un determinado reservorio en un estado de razonable equilibrio (entradas y salidas similares), para cualquier nutriente su vida media en ese reservorio (**tiempo de residencia**) surgirá del cociente entre la cantidad almacenada del nutriente en el reservorio y uno de los flujos, de entrada o de salida. El tiempo de residencia resulta un concepto valioso ya que nos brinda una idea acerca de cuán vulnerable es un determinado reservorio a los desbalances entre las entradas y las salidas, y también mejora nuestra percepción acerca del tiempo requerido para volver a regenerar un determinado reservorio cuando, por alguna razón, éste se ha reducido. Por ejemplo, según los datos del Cuadro 1 (en la sección 3 de este capítulo) la desaparición de una porción de bosque caducifolio, ya sea por incendio o por desmonte, tardaría unos 12 años en restituirse, suponiendo que la capacidad de regeneración del bosque no fue dañada por el disturbio (algo que no ocurre frecuentemente). Los tiempos de residencia de un nutriente en los distintos reservorios pueden ser desde unas pocas horas (microorganismos del suelo) hasta miles de años (manto rocoso). En el diagrama de circulación de nitrógeno en un pastizal de la Pampa Deprimida presentado en la Figura 5 se observa claramente el contraste de los tiempos de residencia del nitrógeno en las fracciones del suelo correspondientes al nitrógeno de la solución del suelo y al nitrógeno de la materia orgánica más lábil del suelo, en el primer caso el

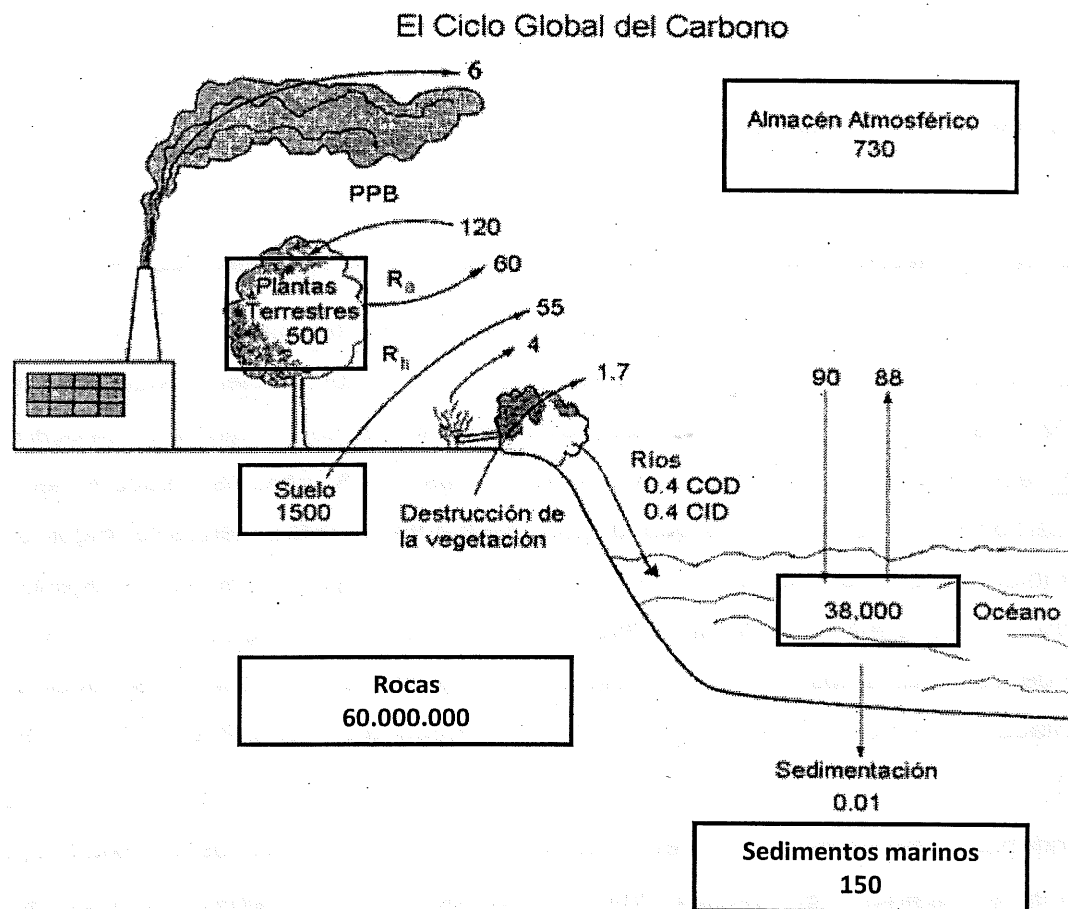


Figura 1. Estimaciones actuales del ciclo del carbono en la Tierra. Los valores están expresados en petagramos (Pg) de C (1Pg= 10^{15} g) para los reservorios y en Pg de C. año^{-1} para los flujos. Elaborado a partir de Chapin et al., (2002) y Schlesinger (1991).

tiempo de residencia es de casi 90 días mientras que en el segundo es de aproximadamente 1000 días.

El carbono cicla entre los componentes bióticos y abióticos del ecosistema por los procesos recíprocos de fotosíntesis y respiración (Figura 1). Las plantas terrestres obtienen el carbono del dióxido de carbono del aire, si bien las plantas acuáticas, las algas y las cianobacterias pueden aprovechar tanto el CO_2 como el bicarbonato (HCO_3-) disueltos en el agua. Alrededor del 95% del carbono en circulación activa en la biósfera se encuentra en los océanos (Figura 1). Los autótrofos incorporan el carbono de estas fuentes inorgánicas en sus tejidos, formando la biomasa que constituye la fuente de carbono para los consumidores, incluidos los detritívoros. La respiración restituye el carbono a la atmósfera (o al agua) a partir de todos los niveles tróficos. En muchos casos el carbono cicla a una velocidad bastante alta, por ejemplo, todo el carbono de la atmósfera es prácticamente renovado cada 3 o 4 años; sin embargo, parte del carbono es virtualmente retirado del ciclo durante períodos extensos, como cuando se acumula en el leño de los árboles o bien en casos extremos tales como la

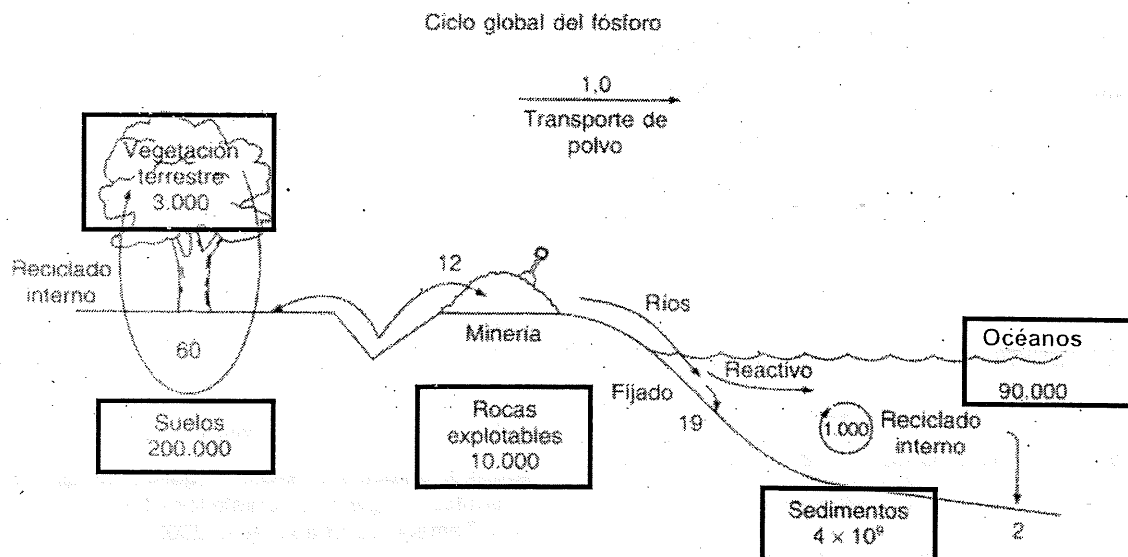


Figura 2. Estimaciones actuales del ciclo del fósforo en la Tierra. Los valores están expresados en teragramos (Tg) de P (1Tg= 10^{12} g) para los reservorios y en Tg de P. año^{-1} para los flujos. Elaborado a partir de Chapin et al., (2002) y Schlesinger (1991).

sedimentación de exoesqueletos calcáreos en el fondo del mar y la formación de combustibles fósiles, en los que el reciclado depende de la erosión de las rocas sedimentarias, de las erupciones volcánicas, o del uso por el hombre (Figura 1).

El fósforo es un elemento singular ya que es el único que prácticamente no se encuentra en la atmósfera y carece de rutas de fijación biológica que permita introducir fósforo nuevo a los ecosistemas (Figura 2). La meteorización de las rocas libera gradualmente fosfatos, que es la forma de P absorbida por las plantas y luego utilizada en los procesos de síntesis orgánica. Los consumidores lo toman en esta forma orgánica y el retorno al suelo se produce por la excreción de fosfato por los animales y por la acción de los descomponedores sobre los detritos. En el suelo, la interacción de la materia orgánica con los compuestos fosforados generalmente determina su inmovilización de éstos, por lo que el reciclado del fósforo tiende a ser bastante localizado. Una parte, de todos modos, es llevada hacia la napa por las lluvias, lo que en definitiva determina un movimiento del fósforo desde los continentes hacia el mar. La erosión puede acelerar este proceso, pero en la mayoría de los sistemas poco modificados la velocidad de pérdida de fosfato suele ser similar a la de meteorización. El fosfato que llega al océano gradualmente sedimenta como parte de la materia orgánica y se incorpora en rocas que emergen mucho después como resultado de procesos que elevan el fondo del mar o que hacen bajar el nivel del agua. Hasta hace algunas décadas, el grueso del fósforo en circulación dentro de los ecosistemas era producto de la recirculación interna. No

obstante, el notable aumento de la fertilización fosforada en cultivos ha modificado significativamente el presupuesto de fósforo ya que estos ingresos representan entre el 20 y el 30% de toda la circulación terrestre natural (Figuras 2 y 3).

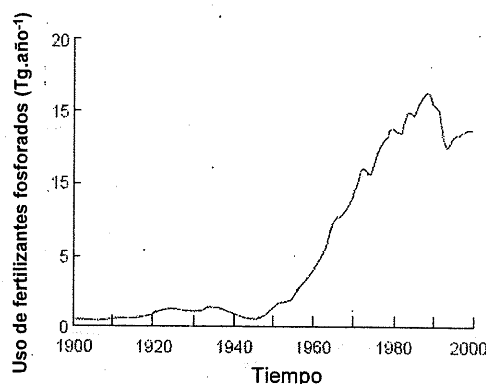


Figura 3. Cambios en el uso global de fertilizantes fosforados inorgánicos durante los últimos 100 años. Tomado de Chapin et al. 2002.

El nitrógeno es el nutriente mineral que más limita la productividad tanto de los ecosistemas terrestres como de los acuáticos. A diferencia del carbono, prácticamente todo el nitrógeno relevante para los ecosistemas se encuentra en la atmósfera (Fig. 4). Sus reservorios en las rocas, los océanos y los sedimentos son muy poco importantes en comparación al nitrógeno contenido en la atmósfera (el nitrógeno gaseoso, N2, representa el 78% de la atmósfera). Este reservorio, no obstante, solo está disponible para aquellos organismos capaces de reducirlo y fijarlo en sus tejidos (bacterias acuáticas, libres y en asociación con vegetales). A diferencia del carbono y de manera similar al fósforo, el grueso del nitrógeno que circula dentro de los ecosistemas proviene del reciclado interno. La cantidad de nitrógeno que circula internamente en los ecosistemas terrestres es aproximadamente diez veces mayor que las entradas y las salidas. De manera similar a lo ocurrido con el fósforo, la fijación industrial para la agricultura ha aumentado significativamente las entradas de nitrógeno atmosférico a los ecosistemas y en la actualidad representan casi el 60% de la fijación biológica de los ecosistemas terrestres (Fig. 4).

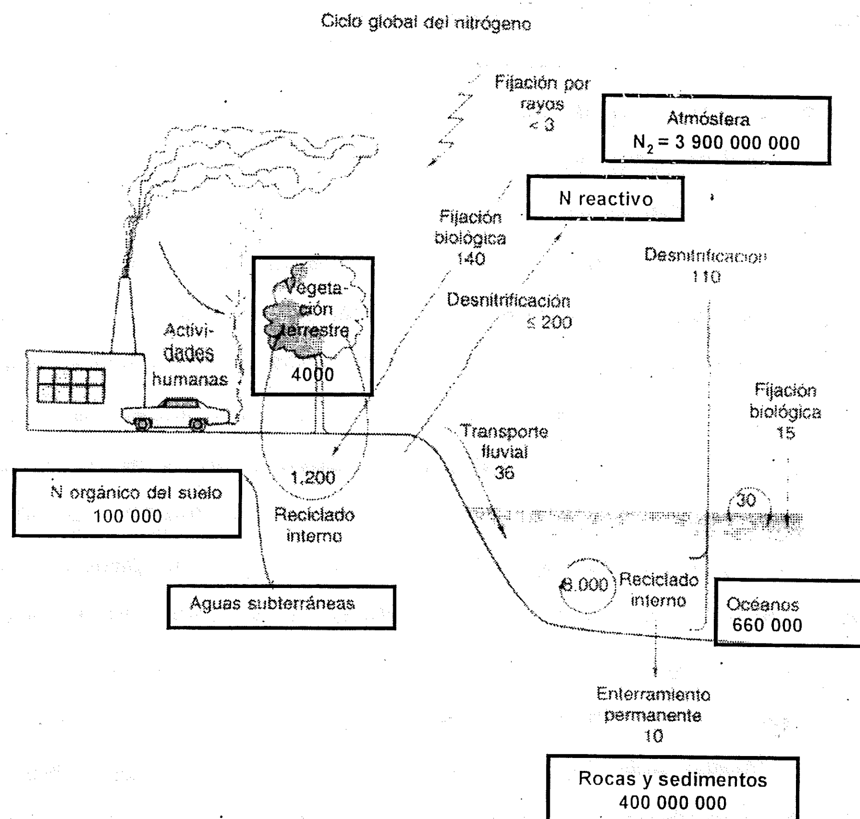


Figura 4. Estimaciones actuales del ciclo del nitrógeno en la Tierra. Los valores están expresados en teragramos (Tg) de N (1Tg= 10^{12} g) para los reservorios y en Tg de N. $año^{-1}$ para los flujos. Elaborado a partir de Chapin et al., (2002) y Schlesinger (1991).

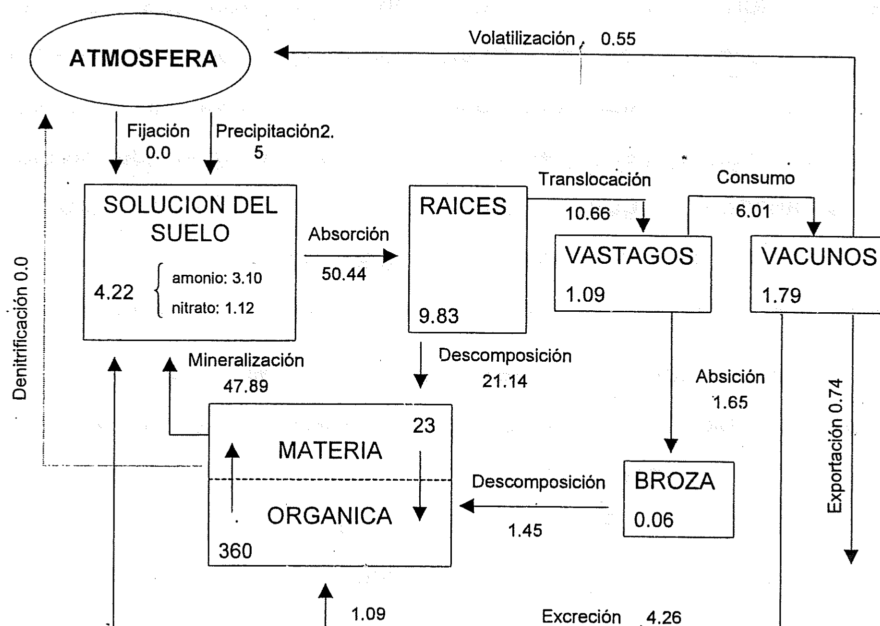


Figura 5. Ciclo el N en un pastizal de la pampa deprimida, según estimaciones de Chaneton *et al.* (1996). Variables de estado en g m^{-2}, variables de flujo en mg m^{-2} $día^{-1}$.

El agua es, por un lado, un importante vehículo para la transferencia de sustancias en los ciclos biogeoquímicos; por el otro, ella misma cumple un ciclo, el comúnmente llamado ciclo hidrológico (Figura 6). El nexo con el flujo de energía es muy fuerte, ya que alrededor de un tercio de la energía del sol impulsa del ciclo hidrológico. La mayor parte del agua del globo se encuentra combinada químicamente en los minerales de la litósfera y en depósitos sedimentarios. No obstante, este enorme volumen no está disponible para los seres vivos excepto a través de los lentísimos procesos de meteorización de las rocas. La mayor parte del agua disponible (98,6%) está en los océanos, y el resto se encuentra casi toda en los casquetes polares (1,2%). Menos del 0,001% del agua disponible se encuentra en la atmósfera. Esta minúscula fracción, sin embargo, contribuye a través de las lluvias a sustentar la productividad primaria de los continentes. El reservorio atmosférico se renueva por evaporación desde la superficie del agua y del suelo, y por transpiración de las plantas terrestres. La lluvia caída en el globo es muy grande en comparación a cantidad de agua contenida en la atmósfera (Figura 6), por lo tanto, la reserva atmosférica cicla unas 34 veces por año. En otras palabras, en promedio, el vapor de agua del aire es renovado completamente cada 10,5 días. Esto ilustra una característica frecuente en los ciclos biogeoquímicos: la existencia de grandes reservorios que están ligados a pequeñas reservas utilizables, las que son extremadamente lábiles dependientes de ingresos continuos para su mantenimiento. El agua que cae en los ecosistemas terrestres se reparte entre la evapotranspiración, el drenaje profundo y la escorrentía. El suelo constituye una reserva de agua de entre 100 y 200 mm (dependiendo de la textura y la profundidad efectiva), mientras que la biomasa vegetal constituye una reserva mucho menor. Por ejemplo: toda el agua contenida en el canopeo de un maizal en floración (unos 10 mm) sólo sería suficiente para mantener su ritmo de transpiración durante un par de días. Esto evidencia la enorme cantidad de agua que circula a través del cultivo. De hecho, la cantidad de agua transpirada por unidad de biomasa producida (cociente transpiratorio) tiene valores de entre 100 y 1000 (g/g); resulta claro que el ciclo del agua representa el intercambio de materiales más grande entre la cubierta vegetal y su medio.

El grado de partición entre las distintas vías de salida de agua del ecosistema varía de un modo bastante predecible. Las regiones con una relación entre la precipitación (P) y la demanda atmosférica (ETP) cercana a 1 (ej. Áreas agrícolas) suelen tener una alta relación transpiración/precipitación (T/P). Si P/ETP es mayor que 1 (ej. Bosques), seguramente habrá valores relativamente elevados de drenaje y escorrentía. Todas estas vías, naturalmente, se maximizan a expensas de la evaporación directa del agua a partir de la superficie del suelo (E), que es elevada bajo las condiciones opuestas: baja relación P/ETP (regiones áridas y

Cociente Transpiratorio = Agua Transp. / Unidad de Biomasa Producida

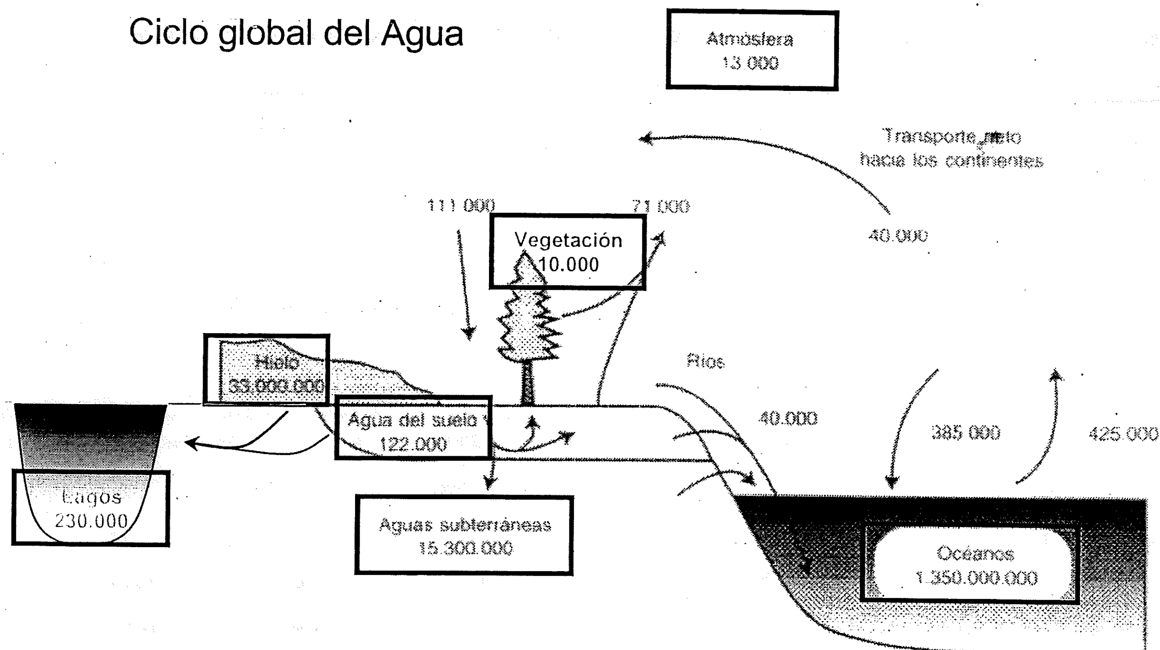


Figura 6. Estimaciones actuales del ciclo del agua en la Tierra. Los valores están expresados en km cúbicos de agua y los flujos en km cúbicos por año. Elaborado a partir de Chapin et al., (2002) y Schlesinger (1991).

semiáridas), especialmente si la textura del suelo es fina y las precipitaciones son predominantemente estivales y/o escasas. Dentro de cada ecosistema, a su vez, el manejo (o modificación no deliberada) de la cubierta vegetal es el elemento crucial en la determinación del balance. Todas las acciones que tiendan a aumentar la cobertura causarán un aumento de la relación T/P y la reducción de las otras vías de pérdida.

3. Patrones regionales de la distribución de los nutrientes dentro del ecosistema

Los modelos globales de los nutrientes presentados más arriba no incorporan la heterogeneidad espacial en la circulación de los nutrientes. En otras palabras, no permiten discernir la "silueta" que tendrá el ciclo de cualquier nutriente en la tundra ártica de la que tendrá en una selva tropical o en un pastizal templado. La velocidad de fijación de los nutrientes en la biomasa viva y la de su posterior senescencia y descomposición es función, principalmente de factores macroclimáticos tales como la precipitación y la temperatura promedio, y también del tipo de vegetación. Por eso, la proporción de nutrientes en los distintos reservorios de un ecosistema varía entre biomas. En general, la biomasa viva aumenta desde los polos hacia el Ecuador (Cuadro 1): los procesos de descomposición son muy lentos en las

frías regiones boreales (tundra), y los nutrientes contenidos en la biomasa se acumulan en la materia orgánica muerta sobre el suelo. En cambio, las condiciones climáticas de la selva (bosque ecuatorial) favorecen la descomposición de la materia orgánica muerta y la liberación de los nutrientes que contiene pero también su absorción, por lo que la mayor parte de los nutrientes se encuentra en la biomasa viva.

Cuadro 1. Distribución de la biomasa vegetal en los principales biomas terrestres. Los datos de biomasa se expresan en unidades de materia seca.

Bioma	Biomasa aérea (g m^{-2})	Biomasa subterránea (g m^{-2})	Biomasa subterránea (% del total)	Biomasa total (g m^{-2})	Materia orgánica del suelo* (g m^{-2} primeros 100 cm)	Productividad primaria neta (g m^{-2} d^{-1})
Selva tropical	30400	8400	22	38800	20200	6,8
Bosque templado	21000	5700	21	26700	20000	6,2
Bosque boreal	6100	2200	27	8300	29200	2,5
Arbustal mediterráneo	6000	6000	50	12000	14000	5,0
Sabana y pastizal tropical	4000	1700	30	5700	sin dato	5,4
Pastizal templado	250	500	67	750	26200	5,0
Desierto	350	350	50	700	7000	2,5
Tundra ártica	250	400	62	650	30000 a 400000	1,8
Cultivos	530	80	13	610	13800	3,1

Datos originales de Saugier et al. (2001) adaptados por Chapin et al. (2002)

* Datos estimados a partir de Brady y Weil 2002

Una consecuencia natural de estas diferencias regionales en la "silueta" de los ciclos de los nutrientes es la apropiación diferencial que realiza el hombre de la productividad primaria. En términos globales, se estima que el hombre se apropia, cada año, del 23,8% de la productividad primaria aérea y más de la mitad de esa apropiación está asociada a las cosechas provenientes de tierras cultivadas (Haberl et al. 2007). Los sitios en los que se registra una mayor apropiación de su productividad son las áreas de cultivo (83% de apropiación) y las ciudades (73% de apropiación). Las áreas bajo pastoreo y los bosques muestran un menor porcentaje de apropiación de su productividad primaria neta por parte del hombre (19% y 7% respectivamente). En otras palabras, los ecosistemas más productivos son las que a la vez experimentan una mayor apropiación de su productividad primaria neta por parte del hombre.

4. Influencia humana sobre la distribución y la dinámica de los nutrientes

Tal como se señaló en el capítulo previo, gran parte de los subsidios de energía aplicados por el hombre en los agroecosistemas persigue el objetivo de canalizar la energía provista por el sol en productos cosechables. No obstante, estos procesos masivos de producción y desarrollo han derivado en algunas consecuencias no deseadas y algunas de ellas involucran los elementos incluidos en este capítulo. Aunque muchas veces estas externalidades tienen una escala local o regional, también hay casos de efectos más difundidos e incluso de escala planetaria (los llamados efectos "globales").

Uno de los efectos más generales de la actividad del hombre sobre el ciclo del carbono es su impacto sobre la composición de la atmósfera. La concentración actual del dióxido de carbono atmosférico ha aumentado de 280 a más de 370 ppm desde los tiempos preindustriales y la tendencia ascendente continúa (Figura 7 A). La actividad humana, principalmente a través del uso de combustibles fósiles, la quema de bosques y la deforestación es responsable de ese desbalance (Figura 1), si bien las recientes políticas de reforestación, el crecimiento de los bosques jóvenes, la lignificación de pastizales y arbustales y ciertas nuevas prácticas agrícolas persiguen el objetivo de reducir la tasa de aumento en la concentración de CO_2 atmosférico. Este aumento en la concentración de CO_2, a su vez genera un fenómeno de fertilización que resulta en una mayor productividad primaria y, por lo tanto, en una mayor captura temporaria del carbono en forma de leño. Si bien los ensayos manipulativos en la escala de plantas individuales muestran que la fotosíntesis aumenta entre un 20 y un 40% cuando la concentración de CO_2 atmosférico se duplica, esta respuesta a nivel de ecosistema se diluye debido a limitaciones por parte de los nutrientes del suelo. Sin embargo, la información en este nivel de organización es muy limitada al día de hoy. El metano (CH_4) es otro gas asociado al ciclo del carbono con efecto invernadero y que ha aumentado su concentración en la atmósfera durante el último siglo (Figura 7B). Si bien su concentración en la atmósfera es muy pequeña, su capacidad de generar efecto invernadero es veinte veces mayor a la del CO_2. El metano de origen antropogénico proviene fundamentalmente de la utilización de combustibles fósiles, de la quema, la cría y engorde de animales domésticos y de los arrozales.

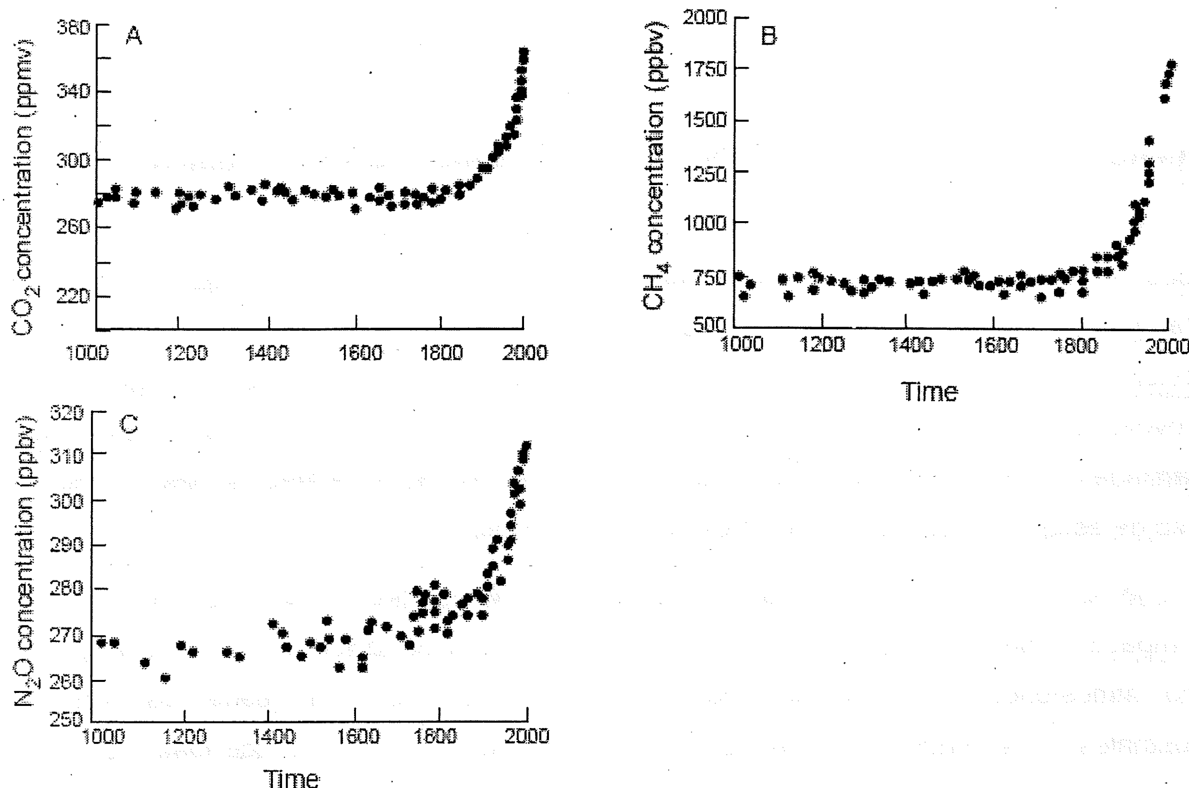


Figura 7. Cambios durante el último milenio de la concentración en la atmósfera de tres gases con efecto invernadero. Tomado de Chapin et al. 2002.

En el caso del nitrógeno, el aumento asociado a la fijación industrial y aplicación como fertilizante, junto con el cultivo masivo de especies vegetales fijadoras de nitrógeno (soja, alfalfa), han resultado en el aumento de algunos gases de nitrógeno tales como el óxido de nitrógeno (N_2O), cuya efectividad como gas invernadero es doscientas veces más poderosa que la del CO_2. La cantidad de amoníaco liberada a la atmósfera también se ha triplicado en los últimos tiempos, también como consecuencia de la cría de animales, la fertilización de cultivos y la quema. No obstante, gran parte de las externalidades del aumento de nitrógeno son sus pérdidas por lixiviación profunda hacia el agua profunda y también hacia cuerpos de agua superficial; la concentración de nitratos del río Mississippi se ha duplicado desde la década del sesenta. El exceso de deposiciones de nitrógeno también ha sido señalado como el responsable de la muerte de una gran superficie de bosques de coníferas en el norte de Europa y de los Estados Unidos de América.

En el caso del fósforo, la intensificación de la agricultura conocida como Revolución Verde, fue acompañada por un aumento en la cantidad de fósforo aplicado como fertilizante (Figura 3). Una porción del fósforo aplicado a los sistemas agrícolas que no es utilizada por el cultivo percola en profundidad o se mueve por escorrentía superficial hacia cuerpos de agua

superficiales. En general, la productividad de los lagos está fuertemente limitada por fósforo, de modo que esta ganancia asociada a la erosión del suelo genera un enriquecimiento anormal, conocido con el nombre de eutroficación (del griego "bien nutrido") que aumenta excesivamente la productividad primaria y perjudica a los niveles tróficos superiores de estos ecosistemas, fundamentalmente, por un agotamiento del oxígeno disuelto en el agua.

La creciente actividad humana ha modificado el ciclo hidrológico principalmente a través de cambios en el clima y en balance energético de la Tierra. La temperatura media global del aire se elevó en 0,6°C durante los últimos 100 años. Esto aumentó la evaporación y, consecuentemente la precipitación promedio. En los Estados Unidos de América, por ejemplo, la precipitación media anual aumentó un 10% entre 1910 y 2000. Estos cambios en la precipitación media, no obstante, no han ocurrido en el mismo sentido en las distintas regiones ya que, por ejemplo, en los últimos 50 años ha disminuido entre el 5 y 7% en Etiopía y Tailandia, ha aumentado un 2% en Brasil y se ha mantenido sin cambios en Noruega o el sur de China (Folland et al. 2001). El hombre afecta el ciclo hidrológico modificando la energía absorbida, las vías de pérdida de esa energía y el contenido de humedad y la temperatura de la atmósfera. Así, por ejemplo, el reemplazo de una porción de selva tropical por un cultivo o una pastura anual reducen la absorción de energía por unidad de superficie y una gran proporción de la energía se disipa hacia la atmósfera (sin evaporar agua) por el mayor albedo de la nueva vegetación. En este nuevo escenario, la atmósfera es más caliente y más seca lo cual redunda en una menor precipitación. En Australia, la conversión de brezales a la agricultura se asoció a una reducción de 30% de las precipitaciones (Chambers 1998).

Las sociedades modernas dependen cada vez más de fracciones pequeñas y vulnerables del ciclo del agua (Figura 6). La agricultura, por ejemplo, depende del agua de un pequeño reservorio que es el suelo, cuya principal entrada es el agua de las precipitaciones. En los últimos 100 años se ha quintuplicado la cantidad de superficie de tierras bajo riego y la cantidad de agua utilizada para sostener las actividades humanas ha crecido ocho veces. En el mismo periodo, la población humana se cuadruplicó y el consumo de agua per cápita aumentó un 50%. La población humana utiliza un 54% del agua accesible, principalmente para generar electricidad y para riego. No obstante estos números globales, aproximadamente un 20% de la población mundial no tiene acceso a agua potable para bebida. Esta escasez ocurre fundamentalmente en países en desarrollo, en los que, a su vez, se registran las mayores tasas de crecimiento poblacional.

Bibliografía

Begon, M., Harper, J.L., y C.R. Townsend (1988) Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades. Omega, Barcelona.

Campbell, N.A. (1987) Biology. Benjamin/Cummings, Menlo Park.

Chambers, S. (1998) Short- and long-term effects of clearing native vegetation for agricultural purposes. PhD dissertation. Flinders University of South Australia, Flinders.

Chapin, F.S., P.A. Matson y H.A. Mooney (2002) Principles of terrestrial ecoystems. 436 pp.

Folland C.K. et al. (2001) Observed climate variability and change . Pp. 99-181. In JR Houghton et al. Climate change 2001: the scientific basis. Cambridge University Press.

Haberl, H., Erb, K.H., Krausmann, F., Gaube, V. Bondeau, A. Plutzar, C., Gingrich, S., Lucht, W. y M. Fischer-Kowalski (2007) Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. PPNAS 104: 12942–12947.

McNaughton, S.J. y L.L. Wolf (1979) General Ecology, 2nd edition. Olt, Rinehart and Winston, New York.

Odum, E.P. (1972) Fundamentos de Ecología. Interamericana, México.

Schlesinger, W. H. 1991. Biogeochemistry. An analysis of global change. 2 edition. Academic Press, San Diego.

Tivy, J. (1990) Agricultural Ecology. Longman, London.

Williamson, P. (1992) Global Change: Reducing Uncertainties. International Geosphere-Biosphere Program, Royal Swedish Academy of Sciences, Stockolm.

PROBLEMAS

1. En los pastizales de la Pampa Deprimida la concentración de sales en el agua del suelo del horizonte superior aumenta marcadamente en los períodos de sequía posteriores a una inundación. Eso se explicaría porque durante las inundaciones la napa asciende y se saliniza debido al origen marino de los sedimentos que constituyen el suelo. El posterior ascenso a la superficie de las sales así disueltas en el agua del suelo depende del flujo ascendente de agua salada provocado por la evaporación.

Sin embargo tal ascenso de sales se observa en áreas pastoreadas y no se observa en áreas clausuradas al pastoreo. Lavado y Taboada (1987) sugieren que tales diferencias se deberían a que en áreas no pastoreadas la cobertura de broza del suelo es muy grande, lo cual reduce marcadamente la evaporación de agua del suelo ya que la broza actuaría como "mulching".

a) Construya un modelo diagramático del ciclo de carbono en el sistema descripto. Incluya las variables de estado y los flujos que le parezcan pertinentes para responder a las siguientes preguntas (y respóndalas):

b) Explique cuál es el flujo que se debe maximizar y cuál el que se debe minimizar para evitar la salinización superficial si se cumpliera la hipótesis de Lavado y Taboada (1987).

c) ¿Qué ocurriría con la salinidad superficial en un pastizal no pastoreado que sufrió un incendio el verano inmediatamente anterior a la inundación?. ¿Porqué?

Referencias: Lavado R.S. y Taboada M.A. 1987. Soil salinization as an effect of grazing in a native grassland soil in the Flooding Pampa of Argentina. Soil Use and Management 3 (4): 143-148.

2. La expansión de la agricultura hacia regiones extrapampeanas ha sido un fenómeno notable de la agricultura argentina de las últimas décadas. En la región del noroeste, la agricultura se ha establecido fundamentalmente en ambientes de bosques de llanura, que son desmontados y cultivados cada año.

A partir de lo discutido durante esta clase, de la información contenida en el presente capítulo y de sus conocimientos previos genere un modelo conceptual que le permita predecir el impacto sobre la circulación de carbono con la mayor verosimilitud posible, si se reemplazara a) una porción de pastizal de la Pampa Ondulada y b) una porción de selva pedemontana salteña, para practicar agricultura (principalmente soja).

3. Antes de sembrar trigo, muchos productores del sudeste bonaerense determinan la disponibilidad de nitratos en el suelo. Ese dato lo incorporan a modelos que les permiten decidir mejor la conveniencia de fertilizar con nitrógeno.

a) ¿Qué otros datos cree usted que requerirán esos modelos?

b) ¿Cómo imagina que trabajan esos modelos?

CAPITULO 10

LA SUCESIÓN ECOLÓGICA

Introducción

La estructura y el funcionamiento de los ecosistemas varía a través del tiempo. La fisonomía y la composición específica de la comunidad biótica, así como el flujo de la energía y la circulación de nutrientes, sufren cambios direccionales, contínuos y no estacionales que denominamos **sucesión**. A largo de la sucesión disminuye la abundancia de algunas especies y aumenta la de otras (figura 1). Si bien estos cambios son esencialmente contínuos, es habitual que su descripción se realice haciendo referencia a etapas denominadas **etapas serales**. Estas etapas suelen ser designadas con el nombre de las especies más conspícuas. Existen distintos tipos de sucesión. Denominaremos **sucesión primaria** a aquella que se inicia en un sustrato nuevo, como por ejemplo un depósito de ceniza No queda vida en el suelo.

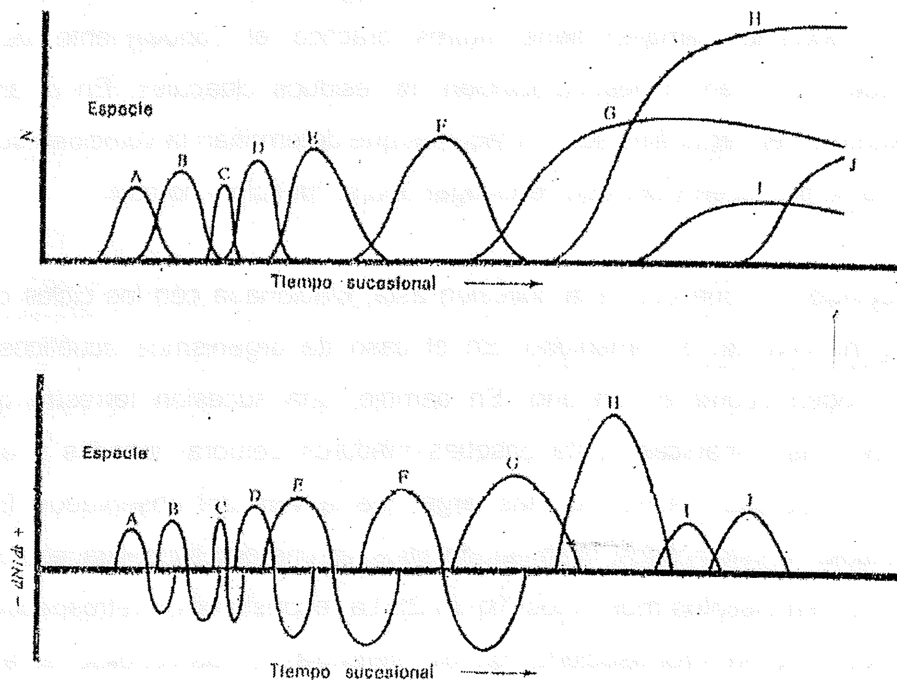


Figura 1. Modelo general de reemplazo de especies a lo largo de una sucesión. Cada letra corresponde a una especie. El gráfico superior corresponde a la marcha del tamaño poblacional a lo largo del tiempo y el inferior a la tasa de creciemiento

volcánica, sin influencia biótica previa. La **sucesión secundaria**, en cambio, ocurre cuando la comunidad es destruída o disturbada (por un incendio, una labranza, etc.), pero la composición biótica previa influye en el curso del proceso sucesional. Desde otro punto de vista, una sucesión es **autotrófica** cuando su trama trófica depende de organismos fotosintéticos. La **sucesión heterotrófica**, en cambio, depende de materia orgánica previamente formada. Este último es el caso de la sucesión que ocurre en ríos contaminados o en trozos de madera en descomposición. Según un tercer criterio la sucesión puede ser alogénica o autogénica. La **sucesión alogénica** es más influída por los cambios de variables ambientales extrínsecas, que por los organismos presentes (tal el caso de una vegetación sometida a un aumento o disminución progresiva de la altura del agua). La ***sucesión* autogénica**, por el contrario, es causada por las interacciones entre organismos y por las modificaciones que estos generan en las variables ambientales intrínsecas del ecosistema. (Las cajas 1 y 2 presentan ejemplos de distintos tipos de sucesión).

El conocimiento de los procesos involucrados en la sucesión tiene importancia teórica y práctica. Buena parte del manejo de pastizales y de bosques naturales se apoya en el modelo de la sucesión secundaria. También tiene interés práctico el conocimiento de la sucesión heterótrofica que ocurre en la descomposición de residuos cloacales. En el aspecto teórico resulta interesante entender cuáles son los factores que determinan la velocidad sucesional y las transiciones que se producen y por qué tiene lugar una secuencia y no otra.

La velocidad con que ocurre la sucesión está relacionada con los ciclos de vida de los principales organismos de la comunidad. En el caso de organismos acuáticos los cambios sucesionales pueden ocurrir en un año. En cambio, una sucesión terrestre que va desde depósitos de cenizas volcánicas hasta bosques maduros demora décadas y aún siglos. En algunos casos la sucesión es mucho más larga que la vida del observador. El curso de la sucesión se estudia en estos casos, examinando sitios, en diferentes localidades, en los cuales la sucesión comenzó en distintos momentos (figura 2). La reconstrucción retrospectiva que resulta de estos estudios tiene un error asociado con las diferencias en las condiciones ambientales de cada caso.

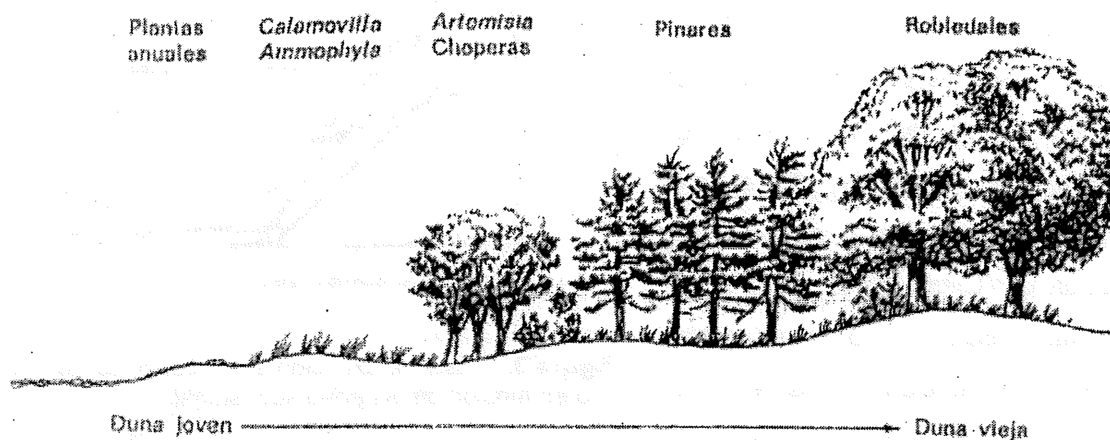


Figura 2. Sucesión en dunas en el lago Michigan. Esta sucesión fue reconstruída a partir de dunas a distancia creciente de la costa del lago

Un hecho frecuente es que la composición cambia más rapidamente durante las etapas tempranas que durante las tardías. Estos cambios son consecuencia de la dinámica poblacional de las especies que forman parte de las distintas etapas serales. La tasa de recambio de especies es consecuencia del balance entre la inmigración y la extinción de especies:

$$dS/dT = I - L$$

Tasa de Recambio

donde S es la riqueza en especies, I es la tasa a la cual se instalan nuevas especies y L la tasa a la cual desaparecen. Para una gran variedad de situaciones se encontró que a lo largo de la sucesión la tasa de extinción disminuye (figura 3).

Estado pionero: luego de un disturbio

Climax: ajuste con el ambiente, y con el clima, fundamentalmente

Comunidad climáxica: en equilibrio

En los primeros estudios realizados sobre la sucesión se suponía que el sistema alcanzaba inexorablemente un estado final de equilibrio. Este estado final o **climax** sólo dependería de las condiciones climáticas de la región. Esta idea deterministica de la sucesión fue postulada por Clements a principios de siglo. Mas tarde se vió que factores tales como diferencias locales de suelo, humedad, exposición a la radiación solar, densidad de herbívoros o dispersores de semillas, así como la incidencia de pertubaciones abióticas y humanas, pueden alterar sustancialmente el proceso, provocando su detención o, aún, su retrogresión. Surgió entonces la idea de la existencia de múltiples situaciones de equilibrio asociadas con diferentes condiciones iniciales y con las circunstancias en las cuales la sucesión se desarrolló. Muchos factores que afectan la marcha de la sucesión tienen un comportamiento aleatorio o varían independientemente del resto de los factores. Esto da lugar a que, en ocasiones, puedan ser alcanzados dos o más estados "climáxicos" alternativos. Cada uno de ellos tiene asociada una probabilidad ligada a la probabilidad de ocurrencia de los eventos que dan lugar a las transiciones hacia uno u otro estado final (ver Cajas 3 y 6).

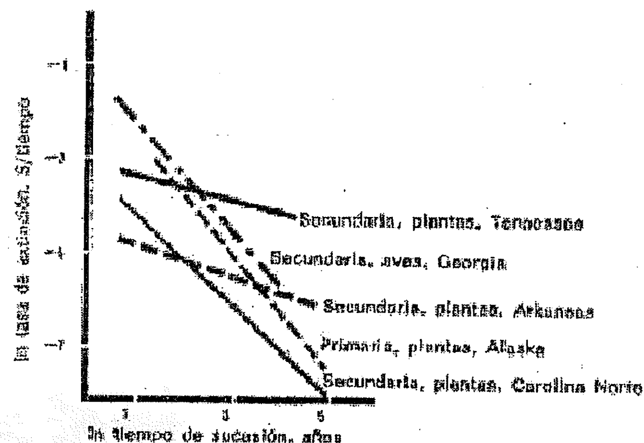


Figura 3. Tasa de extinción en sucesiones de distinto tipo en función de las edad sucesional.

Factores y procesos que determinan el desarrollo de la sucesión.

Los cambios en la composición de la comunidad que ocurren a lo largo de la sucesión dependen de la colonización inicial del sitio y de los resultados de las interacciones entre especies y de la modificación de las condiciones ambientales que dichas especies promueven.

El **régimen de disturbios** es la frecuencia, intensidad y extensión con que se produce una liberación de recursos. Los disturbios eliminan algunos o todos los organismos que usan el recurso. Esta liberación se produce en áreas que cubren desde pocos metros cuadrados (por

ejemplo cuando uno o varios árboles de un bosque son abatidos (volteados) por un viento extraordinario) hasta varios cientos de metros cuadrados (por ejemplo el deslizamiento de una ladera causada por una lluvia torrencial). La frecuencia también puede ser muy distinta: desde muchas veces al año hasta una vez cada cientos de años.

La etapa inicial de la sucesión es la **colonización** para la cual debe ocurrir la **inmigración** de los organismos y su **establecimiento.** La llegada al sitio ocurre en la forma de semillas, esporas, reproductores o hembras grávidas capaces de colonizar. Es frecuente que la dificultad de inmigración sea un freno importante para la sucesión. Existen especies de plantas y animales que se dispersan fácilmente, por si mismas o con ayuda de agentes abióticos (viento, agua), pero otras que lo hacen con dificultad, ya sea porque tienen semillas grandes o pesadas, o porque requieren de otros organismos (vectores) para ser transportadas. En este proceso es importante la distancia a la fuente de propágulos y la riqueza de especies que esta fuente alberga. El viento es el principal mécanismo de dispersión para muchas especies, sin embargo resulta muy azaroso. La diseminación por aves, por el contrario, resulta más segura dado el particular comportamiento de las aves que las lleva a seleccionar sitios con condiciones ambientales particulares. En este caso las especies colonizadoras adaptadas a la dispersión por aves pueden hacerlo mucho más eficientemente que las que se dispersan al azar. Cuando la sucesión ocurre en islas volcánicas, en claros en medio de un bosque formados por la caída de árboles viejos, o en campos agrícolas abandonados en medio de un "mar" de sembradíos está especialmente influída por la tasa de inmigración de especies. En un estudio acerca de la colonización de ambientes acuáticos se observó que el número de especies presentes en frascos luego de 25 días de exposición, disminuye a medida que aumenta la distancia a una laguna que actua como fuente de propágulos.

Las semillas de plantas de especies colonizadoras pueden presentar mucha variabilidad en su respuesta a las condiciones ambientales que determinan la ruptura de la dormición. Se encontró que las semillas de dos especies colonizadoras sometidas a condiciones favorables para la germinación presentaban germinación intermitente. El período de la germinación de las especies colonizadoras resultó relativamente largo. Estas propiedades resultan de valor adaptativo para especies cuyas plántulas tienen baja probabilidad de encontrar las condiciones ambientales apropiadas luego de la germinación.

Luego de un disturbio quedan **propágulos sobrevivientes** de algunas de las poblaciones que integraban la comunidad anterior. Ejemplo de ello son individuos reproductivos y semillas o bulbos que quedan en el suelo. Cuando hay supervivencia de propágulos la sucesión es relativamente rápida ya que especies que en otras condiciones tardarían en llegar y establecerse, pueden repoblar con rapidez el lugar. La supervivencia de propágulos depende de la intensidad de la perturbación: si ésta es alta no quedan sobrevivientes (por ejemplo en el caso de una erupción en que la lava cubre las laderas de un volcán), pero si es menor puede afectar sólo a algunos individuos, posibilitando la permanencia de remanentes. Muchos ecosistemas tienen una reserva de potenciales colonizadoras en el banco de semillas del suelo. En el suelo de un bosque dominado por *Pseudotsuga menziesii* y *Tsuga heterophylla* no se encontraron semillas de dichas especies en condiciones de germinar. El 69% de las semillas viables fueron de *Alnus rubra*, especie de la cual sólo había 2 arboles adultos en el stand analizado. El 28% de las semillas viables pertenecían a especies completamente ausentes en el bosque. Casi todas las semillas presentes en el suelo correspondían a especies pertenecientes a estados sucesionales tempranos. Los mecanismos de dormición otorgan a las especies que los poseen la posibilidad de dispersarse en el tiempo.

El **establecimiento** es el proceso que ocurre desde la llegada de los inmigrantes hasta que estos se reproducen por primera vez. Es una etapa crucial puesto que si hay inmigración pero no se dan las condiciones para el establecimiento de las diásporas, no hay colonización. Las dificultades de establecimiento son muy diversas y tienen relación con factores tales como probabilidad de germinación, disponibilidad de recursos en relación a las reservas de la semilla, sobrevivencia de la prole, existencia de lugares donde anidar, o presencia de competidores y depredadores.

Una vez establecidas las especies pioneras pueden producir **cambios en el ambiente** que mejoran o empeoran significativamente las condiciones para el establecimiento de las especies más tardías en la secuencia. Frecuentemente los colonizadores iniciales en la sucesión primaria terrestre son microrganismos del suelo como los liquenes que colonizan rocas volcánicas y modifican sus propiedades. Las especies arbóreas que producen sombra actúan como agentes selectores que sólo permiten que especies tolerantes a la sombra se establezcan en el lugar. Del mismo modo, especies pioneras que aumentan significativamente la cantidad de nitrógeno disponible en el suelo (por ejemplo las leguminosas), o que producen gran cantidad de

desechos (guano,plumas,etc) alteran significativamente la posibilidad del establecimiento de otras especies. El hongo *Penicillium simplicissimum* aislado de rocas basálticas es capaz de solubilizar muchos elementos minerales y liberar al medio hasta el 56% de las cantidades originalmente presentes en la roca. En un estudio clásico sobre los cambios en el habitat que acompañan a una sucesión primaria muchas de las propiedades de los suelos de origen glaciar cambiaron rápidamente durante las etapas intermedias de la sucesión (Caja 1).

Al igual que en la sucesión primaria, la concentración de nutrientes sufre conspicuos cambios a lo largo de una sucesión secundaria. En campos abandonados de Carolina del Sur la cantidad de broza se multiplicó por tres en los primeros tres años. Otras propiedades del suelo no presentan un patrón de cambio tan característico. En la sucesión primaria tiene lugar un enriquecimiento generalizado de nutrientes del suelo. En una sucesión secundaria el suelo puede enriquecerse en ciertos nutrientes y empobrecerse en otros.

Connell y Slatyer (1977) estudiaron los mecanismos que actúan en el reemplazo de las especies a lo largo de la sucesión y propusieron tres modelos posibles para este proceso. **(1)** En el modelo de **facilitación** la invasión de nuevas especies depende de las condiciones creadas por las anteriores en la sucesión. En este caso las especies presentes en la comunidad producen modificaciones del ambiente que aumentan la capacidad competitiva de otras especies que luego las desplazan por competencia. **(2)** En el modelo de **tolerancia** las especies más tardías en la sucesión toleran menores niveles de disponibilidad de recursos que las más tempranas. Por esta razón pueden invadir y alcanzar la madurez en presencia de las especies tempranas y luego desplazarlas por competencia. **(3)** En el modelo de **inhibición** todas las especies resisten la invasión de sus competidoras y sólo son desplazadas cuando los individuos resultan dañados o muertos por factores externos a la competencia (disturbios). El esquema de la figura 4 presenta las características fundamentales de estos modelos.

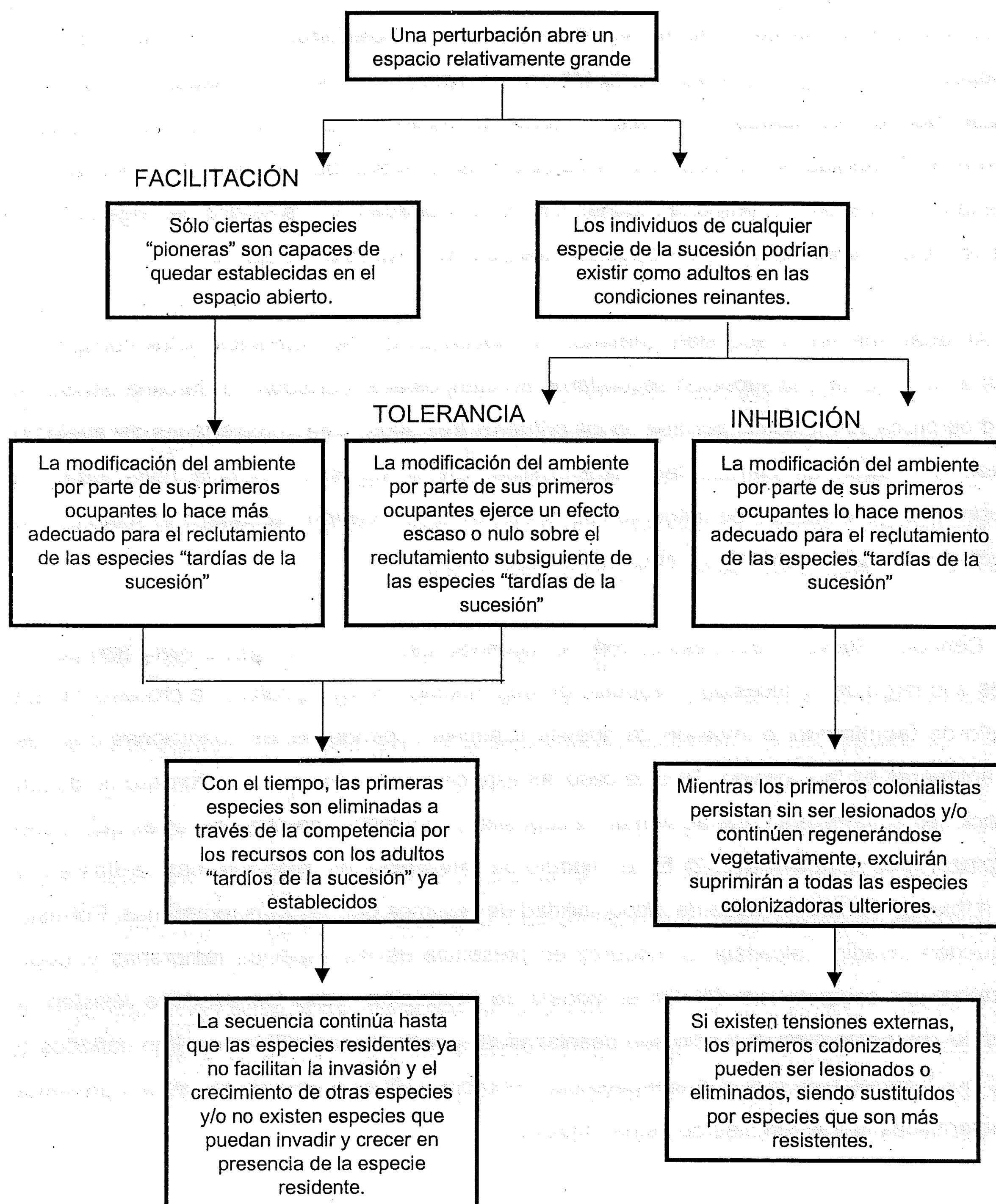
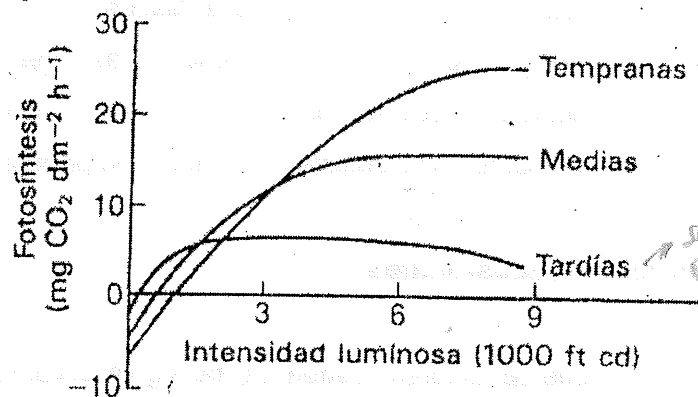


Figura 4. Esquema de los tres mecanismos de cambios sucesionales propuestos por Connell y Slatyer (1977).

Adaptación de las especies a diferentes etapas sucesionales.

Una tendencia general de la sucesión en muchas comunidades vegetales terrestres es el aumento en la altura de las plantas que dominan el stand. En este caso las plántulas que se instalan en etapas serales avanzadas deben sobrevivir en condiciones de baja intensidad de luz. La capacidad de las plántulas para sobrevivir a la sombra está relacionada con el tamaño de la semilla. Las plántulas de especies con semillas pequeñas tienen mayor mortandad a la sombra que las de especies con semillas grandes y esa mortandad está frecuentemente asociada con las micosis. Las plantas con capacidad para crecer a la sombra, por otra parte, tienen frecuentemente bajas tasas de crecimiento cuando están bajo la luz solar directa. Las especies típicas de distintas etapas sucesionales difieren marcadamente en su respuesta a cambios en la intensidad de la luz (figura 5).

Las especies de etapas sucesionales tempranas producen semillas más pequeñas y en mayor cantidad que las plantas de etapas más avanzadas, y sus plántulas tienen mayor capacidad de crecimiento bajo la luz solar directa. Por su mayor capacidad de dispersión, las semillas de estas especies tienen alta probabilidad de encontrar un área descubierta por un disturbio, y por su gran capacidad de crecimiento y de producción de semillas, pueden rápidamente acaparar el uso de recursos. Sin embargo, por su baja supervivencia a la sombra estas especies son pobres competidoras en la comunidad ya establecida. La selección natural modeló estas especies de modo tal que continuamente colonicen nuevas áreas disponibles. En contraste, las especies correspondientes a etapas sucesionales tardías tienen la capacidad para invadir comunidades ya establecidas. Tanto el mecanismo de facilitación como el de tolerancia se explicarían por esta diferencia entre especies tempranas y tardías.



Semillas pequeñas, abundantes! Plántulas que crecen a luz y no a la sombra

Semillas grandes plántulas crecen a la sombra

Figura 5. Curvas idealizadas de saturación lumínica para plantas de distintas etapas serales.

Los **atributos vitales** más importantes en la determinación del momento de la sucesión en el cual una especie aparece son los relacionados con: a) el mecanismo de recuperación de la población tras un disturbio, y b) la capacidad de los individuos de la especie para reproducirse en presencia de competencia. Las distintas especies de una región pueden poseer distintos atributos que determinen distintos mecanismos de recuperación: por extensión vegetativa, por plántulas de semillas presentes en el banco de semillas, o por plántulas de semillas dispersadas desde áreas vecinas. Conociendo estos atributos vitales debería ser posible predecir con bastante exactitud la sucesión en un ambiente dado.

El estudio de los atributos vitales desde el punto de vista evolutivo sugiere que es probable que ciertos atributos se presenten juntos con mayor frecuencia que la esperable por el azar. Dos alternativas podrían incrementar la eficacia de un organismo en una sucesión: a) la especie reacciona ante las presiones de selección de la competencia y desarrolla unas características que le permiten subsistir más tiempo en la sucesión (selección **K**); o bien b) puede desarrollar mecanismos más eficaces para descubrir y colonizar etapas precoces adecuadas de otras sucesiones (selección **r**). Frecuentemente, las especies que son buenas colonizadoras son malas competidoras y viceversa. En la Tabla 1 se indican características fisiológicas frecuentes en especies vegetales características de etapas tempranas y tardías de la sucesión.

Trayectorias sucesionales

Una serie de factores pueden afectar significativamente la sucesión. Aún para un conjunto pequeño de especies, la trayectoria particular que ocurre depende de cómo operan en cada oportunidad los procesos y factores antes descriptos. Para un conjunto de sólo cuatro especies pueden plantearse varias trayectorias de acuerdo a la frecuencia del disturbio, las características de dispersión de las especies y las interacciones que se planteen entre ellas. Una primera situación (figura 6.1) corresponde a la de una alta frecuencia de disturbio. En estos casos la colonización adquiere mayor importancia que las interacciones entre especies dado que el disturbio frecuente impide que éstas alcancen un equilibrio. En este caso no hay especies pioneras o climáxicas en un sentido estricto.

Tabla 1. Características fisiológicas de plantas tempranas y tardías en la sucesión.

Atributo	Tempranas	Tardías
- Dispersión de semillas	Mucha	Poca
- Germinación		
Promovida por		
Luz	Si	No
Temperaturas alternadas	Si	No
Nitratos	Si	No
Inhibida por		
Rojo lejano	Si	No
CO_2	Si	No?
- Intensidad de saturación con luz	Alta	Baja
- Punto de compensación lumínica	Alto	Bajo
- Eficacia con poca luz	Baja	Alta
- Tasa de fotosíntesis	Alta	Baja
- Tasa de respiración	Alta	Baja
- Resistencia estomática	Baja	Alta
- Resistencia al transporte de agua	Baja	Alta
- Recuperación luego de una limitación de recursos	Rápida	Lenta
- Tasa de absorción de recursos	Rápida	Lenta

Cuando las perturbaciones son relativamente infrecuentes con respecto al ciclo de vida de los organismos, la complejidad de las trayectorias puede aumentar y pueden adquirir mayor importancia las interacciones bióticas. La trayectoria de la figura 6.2. corresponde a lo que se denomina una **sucesión obligada**. Aquí la secuencia es siempre A, B, C, D, D.... Sólo una nueva pertubación permite retrotraer el sistema. En estos casos los cambios en las especies están mediados por cambios ambientales. Las interacciones entre especies adquieren gran relevancia.

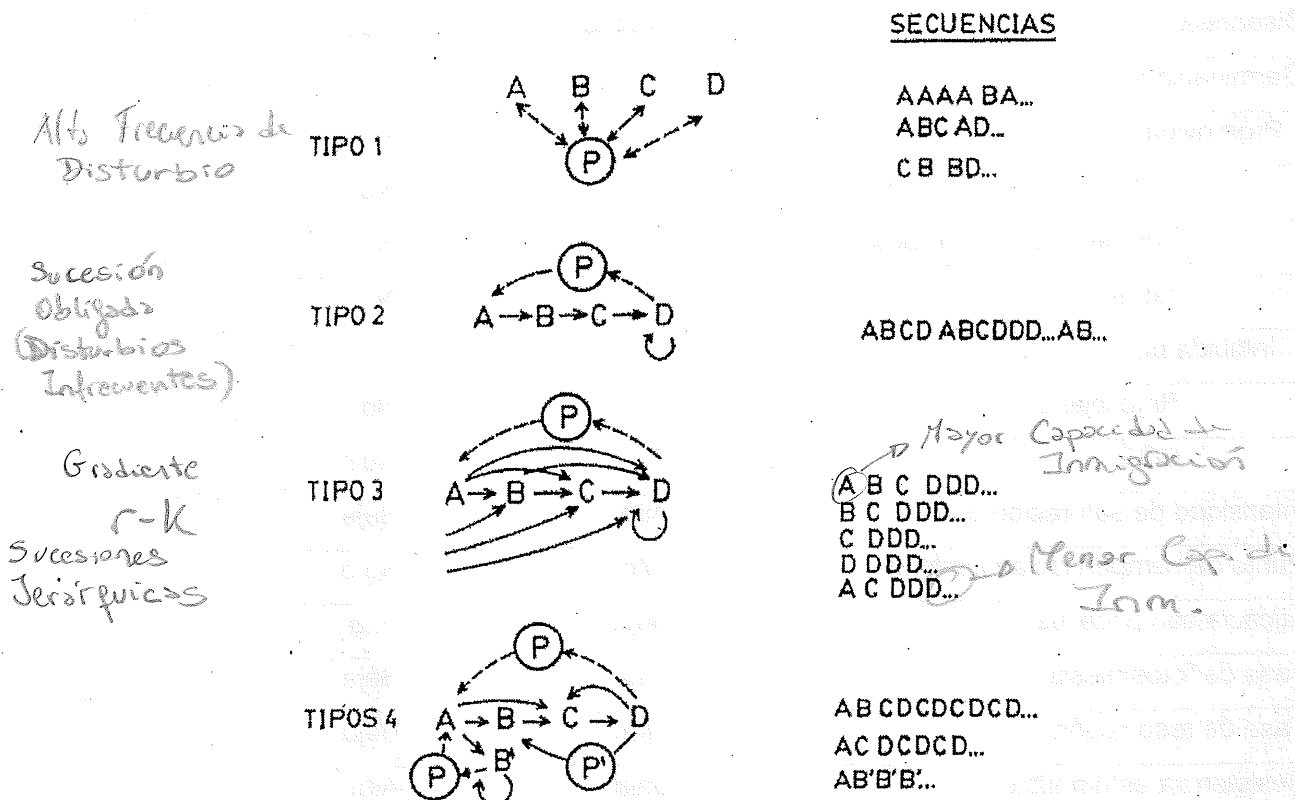


Figura 6. Tipos de trayectorias sucesionales. P indica una perturbación o disturbio. A, B, C y D son las especies típicas de cada etapa seral.

La trayectoria 3 de la figura 6 corresponde a una situación en la cual las cuatro especies están en un gradiente **r-K**. La especie A tiene la más alta probabilidad de inmigración luego del disturbio y D la menor. Sin embargo la jerarquía competitiva va en sentido inverso. Estas sucesiones que pueden presentar varias trayectorias alternativas según cúal especie llegue primero se denominaron **sucesiones jerárquicas**.

En la figura 6 aparece una especie que puede actuar impidiendo el establecimiento de otras especies. Sólo un disturbio permitiría que se expresara una secuencia de reemplazo de especies más larga.

Cambios funcionales en el ecosistema a lo largo de la sucesión

A lo largo de la sucesión los cambios en la estructura y en la composición de la comunidad biótica ocurren asociados con cambios en el funcionamiento del ecosistema. Odum y Pinkerton propusieron que durante la sucesión el flujo de energia en el ecosistema se va modificando de modo tal que la proporción de la productividad bruta que se destina a mantenimiento es cada vez mayor y la que se destina a crecimiento es cada vez menor. A partir de esta idea se ha desarrollado un modelo acerca de los cambios en el flujo de energía, en la circulación de nutrientes, en la estructura de la comunidad y en las características de los organismos que integran la comunidad a lo largo de la sucesión. Las tendencias propuestas están resumidas en la Tabla 2 (Cajas 4 y 5).

La convergencia entre la respiración y la productividad bruta a medida que aumenta la biomasa total da como resultado una caida en la productividad neta en el caso de las sucesiones autotróficas. Mientras la productividad bruta es mayor que la respiración se acumula biomasa en el sistema. En la sucesión heterotrófica, en cambio, la relación entre la productividad bruta y la respiración se aproxima a 1 desde valores menores y la materia orgánica se va perdiendo del ecosistema (Fig. 7).

A lo largo de la sucesión los nutrientes son retenidos en la biomasa en proporción cada vez mayor y la tasa de pérdida de nutrientes es cada vez menor porque éstos son rápidamente absorbidos por los organismos. Las especies de gran amplitud ecológica y con alta capacidad de reproducción son reemplazadas por poblaciones especialistas evolucionadas bajo selección K porque la disponibilidad de recursos libres es cada vez menor. En estas condiciones las poblaciones capaces de establecer relaciones simbióticas pueden tener ventajas en relación con la utilización de nutrientes. La fijación simbiótica de nitrógeno y, especialmente, la asociación con micorrizas, pueden asegurar una mejor provisión de minerales para la población. En las selvas tropicales los restos orgánicos son degradados por la actividad de hongos que se hallan asociados a las raíces de los árboles cercanos. Los minerales contenidos en los restos descompuestos son movilizados hacia los árboles por las hifas de los hongos e incorporados directamente a las plantas.

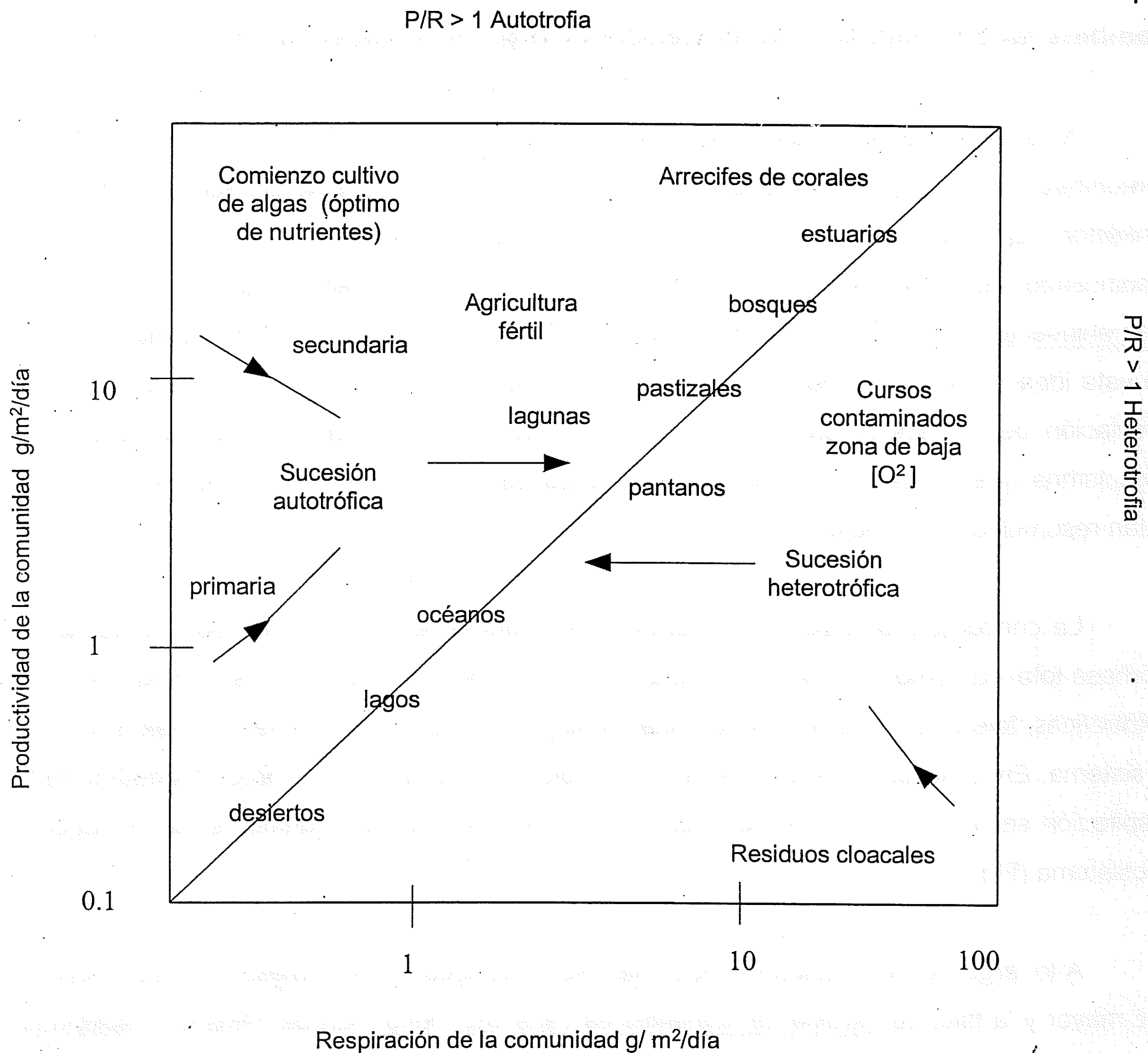


Figura 7. Posición de varios tipos de comunidades en una clasificación basada en el metabolismo de la comunidad.

Generalmente a lo largo de la sucesión la diversidad de la comunidad aumenta y la dominancia disminuye. La estabilidad del ecosistema frente a las perturbaciones del ambiente aumenta debido a la multiplicidad de vias de transferencia de energía y nutrientes que otorga una compleja trama trófica.

La sucesión ecológica y la utilización de los recursos naturales

Las características del proceso de sucesión permiten interpretar la explotación de los ecosistemas por parte del hombre. Las labores realizadas en el suelo, y el agregado de

fertilizantes, tienen como consecuencia la iniciación de una sucesión ecológica donde una especie cultivada (baja diversidad) con alta tasa de crecimiento (seleccionada artificialmente para ello) produce una elevada cantidad de materia seca por unidad de biomasa presente. Como la sucesión no se detiene luego de la siembra del cultivo, es necesario combatir las malezas que invaden el mismo para mantener la relación P/B en valores lo más altos posible. Análogamente, en la explotación de pasturas, al retirar mediante el pastoreo una cierta cantidad de biomasa, se produce una regresión hacia etapas inmaduras de la sucesión, caracterizadas por una mayor productividad neta por unidad de biomasa presente.

El aprovechamiento de los ecosistemas por parte del hombre y las consecuencias que de él derivan están ligados a una propiedad del ecosistema denominada **capacidad de regulación**. Un ecosistema es estable cuando sus variables de estado no sufren cambios considerables al cambiar las variables de control o alguna de las variables de estado. Un campo de pastoreo es un ecosistema estable cuando su estructura y funcionamiento se modifican poco como consecuencia de una variación en la carga animal. Un bosque es estable si su producción es poco afectada por los cambios anuales del clima. Un cultivo con elevada tasa de crecimiento posee además una diversidad genotípica muy baja. Esta baja diversidad determina que esa población sea incapaz de explorar una gama amplia de condiciones ambientales y también, que una sola plaga o maleza pueda diezmar el cultivo. En una comunidad de varias especies, una sequía que afecte a una o varias de ellas, puede tener efectos atemperados sobre el sistema total si el suelo es aún cubierto por alguna otra. Una plaga que puede atacar y diezmar una de las especies, tiene menor incidencia relativa sobre el sistema si otras especies de la comunidad son inmunes o resistentes.

Ejemplos

P/B = Productividad Neta / Biomasa

Tabla 2. Tendencias a lo largo de la sucesión propuestas en la estructura y funcionamiento del ecosistema, en las características de las especies, en los factores de evolución y en la estabilidad (según Odum 1969)

PROPIEDAD DEL ECOSISTEMA	ESTADO SUCESIONAL	
	INMADURO	**CLIMAX**
FLUJO DE ENERGÍA		
Prod. bruta/Respiración	> 1 (Autotrófica)	1
	< 1 (Heterotrófica)	
Biomasa/Prod. Bruta	Baja	Alta
Prod. Neta	Alta	Baja
Cadenas tróficas	Pastoreo	Detritos
CIRCULACIÓN DE NUTRIENTES		
Ciclos de minerales	Abiertos	Cerrados
Flujo organismo-ambiente	Rápida	Lenta
Papel de los detritos	No importante	Importante
ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD		
Materia orgánica total	Poca	Mucha
Ubicación de los nutrientes	Ambiente	Biomasa
Número de especies	Bajo	Alto
Diversidad bioquímica	Baja	Alta
Heterogeneidad espacial	Baja	Alta
CARACTERÍSTICAS DE LAS ESPECIES		
Amplitud del nicho	Grande	Pequeña
Tamaño	Pequeños	Grandes
Ciclo de vida	Corto, simple	Largo, complejo
PRESIÓN DE SELECCIÓN		
Forma de crecimiento	Rápido	Retrocontrol
	(selección r)	(selección K)
Producción	Cantidad	Calidad
HOMEOSTASIS		
Conservación de nutrientes	Pobre	Buena
Resistencia de perturbaciones	Pobre	Buena
Entropía	Alta	Baja
Información	Baja	Alta

El problema del uso y conservación de los sistemas de producción puede ser planteado entonces como un compromiso entre mantener los ecosistemas en un grado de inmadurez tal que la relación Productividad Neta/Biomasa sea elevada, y al mismo tiempo conservar la capacidad de regulación necesaria para hacer frente a fluctuaciones del clima o de poblaciones invasoras. La energía de subsidio que debe agregarse a los sistemas de producción intensivos no es otra cosa que el precio a pagar para mantener la estabilidad necesaria en las etapas iniciales de la sucesión.

La invasión de malezas como proceso sucesional

Las malezas que invaden cultivos anuales o perennes, pasturas, bordes de caminos, cursos de agua, etc., constituyen poblaciones de comportamiento ecológico muy particular, derivado de la influencia pertinaz que sobre ellas ejercen las actividades del hombre.

Desde el punto de vista pragmático, el fenómeno de enmalecimiento puede ser considerado con un criterio estrecho o amplio. En el primer caso, el objetivo de eliminar la maleza monopoliza todo el panorama del productor o del técnico. En el segundo caso, lo que se busca es un manejo de todo el sistema agrícola, tendiente a la obtención de un óptimo beneficio en la explotación de los recursos. Con este enfoque más amplio, se reconoce al enmalecimiento en su carácter de proceso ecológico, y se lo ubica dentro del funcionamiento total del agrosistema. La consideración del proceso enmalecimiento como parte del armazón funcional del sistema, contribuye a racionalizar la relación hombre-maleza. En lugar de actuar como si sólo existiera un camino -el de la lucha contra la maleza- la comprensión ecológica del sistema enmalecido abre un abanico de alternativas en cuanto a la toma de decisiones posibles. Estas van, desde la decisión de convivir con la maleza, pasando por la explotación de la maleza, la modificación del sistema de producción, la modificación de las técnicas de producción, hasta la pura lucha química o biológica.

Las malezas invaden y persisten en sistemas ecológicos poco desarrollados, jóvenes o inmaduros. Los sistemas agrícolas sobre los que sostenidamente se aplica un *stress* (labores, fertilizantes, pastoreo, fuego) son mantenidos o devueltos, reiteradamente, a una condición de inmadurez alejada de la complejidad del pastizal, matorral, bosque o selva que precedió al agrosistema.

Desde el punto de vista de la teoría ecológica, la agricultura constituye un método de rejuvenecimiento del ecosistema. El rejuvenecimiento del sistema lo retrotrae a una etapa anterior de su desarrollo. Si la etapa es inicial en el proceso de sucesión, las poblaciones que se instalan tendrán carácter y comportamiento de pioneras. Las malezas de los cultivos han sido consideradas como poblaciones pioneras de una sucesión secundaria (Bunting 1960).

Sin embargo, es necesario tener en cuenta que el proceso agrícola continuado se diferencia del proceso de sucesión en un campo agrícola abondonado. Como se aprecia en la Figura 8, mientras en el caso del campo abandonado se trata de una sucesión direccional, el proceso agrícola es cíclico (Soriano 1971). Las flechas que unen en un sentido las cajas o etapas serales son flujos de materia o de información. En cambio las flechas en el esquema cíclico del agrosistema tienen un componente de energía bajo la forma de trabajo, que el hombre realiza con sus máquinas o herramientas y que constituye un subsidio.

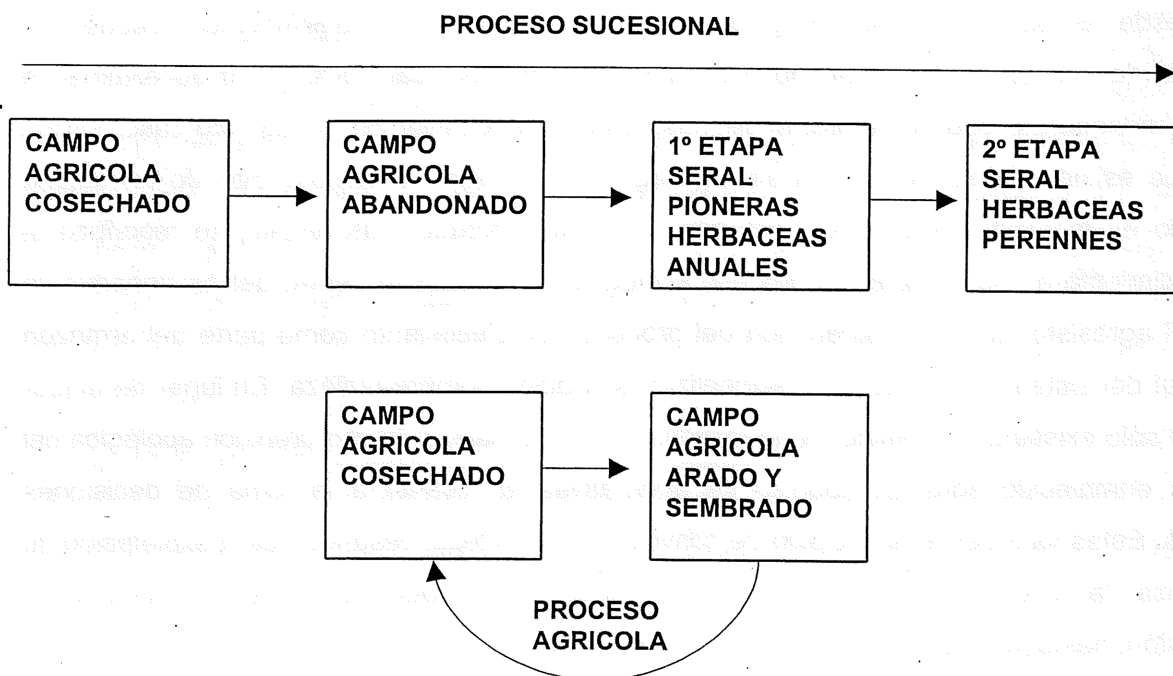


Figura 8. Diagrama comparado del proceso sucesional en un campo abandonado y del proceso agrícola.

Las poblaciones pioneras y oportunistas que se instalan al comienzo de la sucesión tienen una serie de caracteres particulares, que han sido enumerados por Margalef (1963): tienen corta vida, fácil dispersión, son aptas para colonizar rápidamente áreas modificadas y para

dejar abundante descendencia, tienen alta relación PN/PB, tienen amplia capacidad de adaptación (eurioicas) y compiten por la dominancia.

Puede afirmarse que muchas malezas de los cultivos no tienen carácter de eurioicas, sino que muy por el contrario, muchas malezas poseen mecanismos muy precisos de ajuste al sistema. No se trata pues de especies generalistas, sino de poblaciones de algún modo especializadas (Harper 1965). Sin embargo, es indudable que las malezas también exhiben caracteres de pioneras: muchas de ellas son anuales, a menudo son prolíficas y tienen relación PN/PB alta. Para analizar esta aparente incongruencia conviene tener en cuenta dos elementos que distinguen al enmalecimiento de la sucesión secundaria. Ellos son: (1) el subsidio de energía que el hombre aporta y (2) la recurrencia que forma parte del fenómeno.

El subsidio de energía representa al mismo tiempo ingreso de información. Las labores agrícolas fragmentan rizomas, estolones y matas, entierran y desentierran semillas y trozos de rizomas, modificando así la distribución de los propágulos y estableciendo condiciones que significan señales requeridas por el ADN de las poblaciones para poner en marcha procesos de bloqueo, desbloqueo, germinación y brotación de los propágulos.

Asimismo, los subsidios generan presiones selectivas que contribuyen con el acopio de información que se manifiesta en un aumento de madurez del sistema, contrario al objetivo del hombre agricultor. En efecto, lo que él persigue es un sistema de máxima inmadurez, a través de un cultivo uniespecífico de un cultivar seleccionado (mínima diversidad, máximo flujo de energía por unidad de biomasa). Pero ocurre que con el subsidio de energía recurrentemente provisto, aparece la comunidad de malezas, es decir, aumenta la diversidad del sistema y se multiplican las interdependencias y disminuye el flujo de energía por unidad de biomasa.

La relación entre estos hechos y los principios ecológicos generales tal vez se vea más claramente si tomamos en consideración el segundo aspecto antes señalado, es decir, la recurrencia del fenómeno. Conviene para ello modificar el sistema cíclico del agrosistema visto en párrafos anteriores (Figura 8), y reemplazarlo por el de la Figura 9.

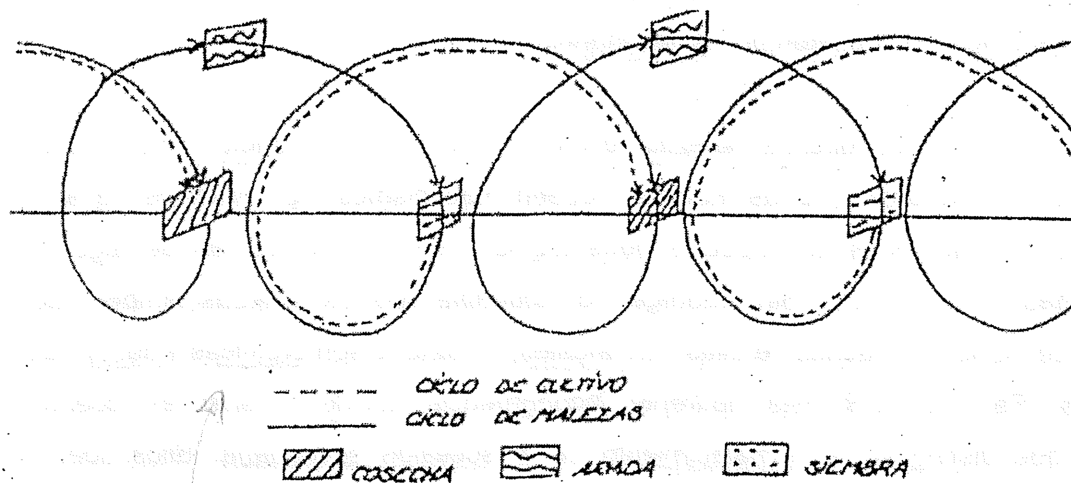


Figura 9. Diagrama de los ciclos que se suceden en un ecosistema agrícola y su comunidad de malezas.

En ella, los ciclos sucesivos son segmentos de una espiral cuya dimensión longitudinal es el tiempo. En cualquiera de los segmentos de la espiral, un campo con historia agrícola, que es trabajado, sembrado y se enmalece, no inicia un proceso de sucesión secundaria con una población pionera y oportunista, sino que continúa un proceso en el que se yuxtaponen dos subprocesos, uno contínuo, de desarrollo y organización creciente y el otro discontínuo.

Los dos dependen de los subsidios de energía periódicos. El primero es el que imprime al sistema madurez creciente. Esto se manifiesta a través de la invasión de malezas y plagas, como así también de poblaciones de descomponedores cada vez más adaptados a un sistema disturbado. Es además el que perturba los objetivos del hombre-agricultor. El segundo proceso, recurrentemente renovado, es el sistema de producción agrícola propiamente dicho.

En la Pampa ondulada, las prácticas agrícolas destinadas al control de malezas en cultivos de maíz, han causado cambios sucesionales que resultaron en un aumento en la riqueza florística de la comunidad de malezas esencialmente debido a un incremento en el número de especies latifoliadas. Este aumento se ha producido a pesar del uso sostenido del herbicida 2-4D (Ghersa y León1999).

Bibliografía

- Begon M., Harper J.L. y Townsend C.R.. 1988. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega. Barcelona. 885 p.
- Bunting, A.H. 1960 Some reflections on the ecology of weeds, en Harper, J.L. (ed) 1960. The biology of weeds.
- Connell J.H. y Slatyer R.O..1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111:1119-1144.
- Fuentes Q. E. 1989. Ecología: Introducción a la teoría de poblaciones y comunidades. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago. 281 p.
- Ghersa, C.M. y León, R.J.C. 1999. Succesional changes in agroecosystems of the Rolling Pampas. In: L.R.Walker (ed.) Ecosystems of disturbed ground. Elsevier. Amsterdam.
- Harper, J.L. 1965. Establishment, aggression and cohabitation in weedy species, en Baker, H.G. y G.L. Stebbins. The genetics of colonizing species, pp. 245-268.
- Margalef, R. 1963. On certain unifyng principles in ecology. The American Naturalist 97: 357.
- McNaughton S.J. y Wolf L.L. 1984. Ecología General. Ediciones Omega. Barcelona. 713 p.
- Odum E.P.. 1971. Fundamentals of Ecology. 3d ed W.B. Saunders. Philadelphia. 574 p.
- Soriano, A. 1971. Aspectos rítmicos o cíclicos del dinamismo de la comunidad vegetal. Recientes adelantos en Biología. Mejía, R.H. y Moguilevsky, J.A. (eds.) pp. 441-445.

Caja 1. Sucesión primaria a partir del retroceso de un glaciar. (de Crocker R.L. y Major J.. 1955. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glaciar Bay, Alaska. Journal of Ecology 43: 427-448).

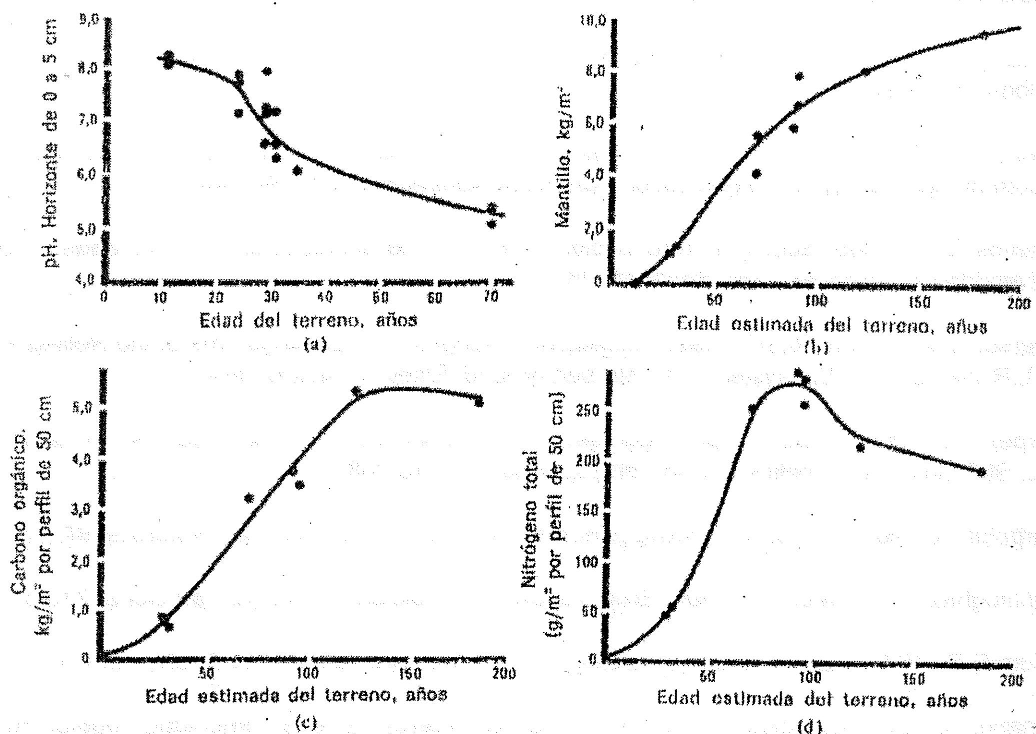


Figura a. Cambios en las propiedades del suelo durante la sucesión sobre depósitos glaciares.

En Glacier Bay, Alaska, los glaciares se han retirado casi 100 km desde 1750. Al retirarse, estos glaciares dejan morrenas cuyas edades pueden ser calculadas a través de los anillos de crecimiento de los árboles más viejos que en la morrena más lejana al glaciar tienen unos 200 años. La información de los últimos 80 años fue obtenida por observación directa.

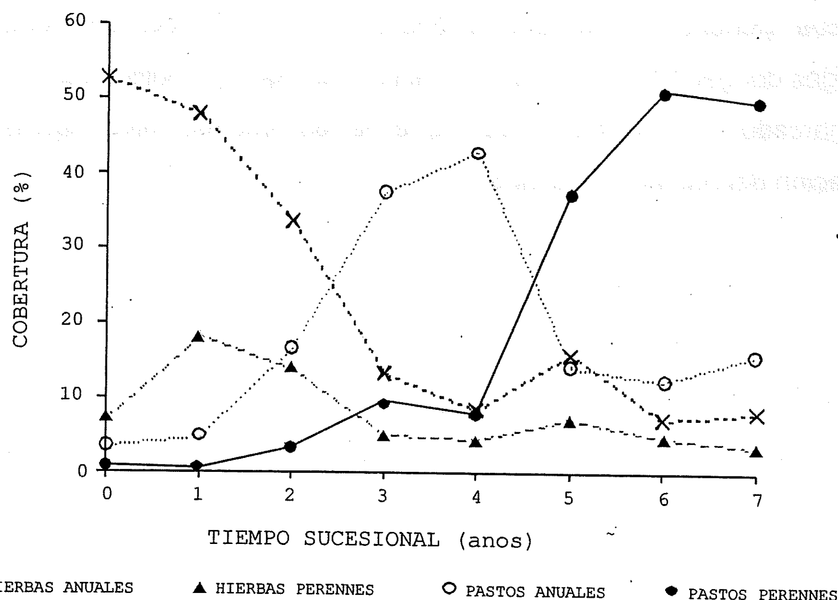
Las morrenas recién abandonadas por el glacial están formadas por rocas arcillosas con una delgada capa de material arcilloso deficiente en nutrientes. Los primeros organismos colonizadores son musgos y unas pocas hierbas con raíces superficiales, en especial del género *Dryra*. Luego aparecen varias especies de Salix, primero de individuos postrados y más tarde arbustivos. Poco después se instala el aliso (Alnus crispa) en la sucesión y al cabo de 50 años se produce un bosquecito de unos 10 m de altura. El bosque de aliso es invadido por *Picea sitchensis* que forma un denso bosque donde se instalan dos especies de *Tsuga*.

Una de las principales fuerzas que impulsan esta sucesión es el cambio de las condiciones del suelo ocasionadas por los primeros colonizadores. Como *Dryra* sp. y *Alnus*

crispa poseen simbiontes que fijan nitrógeno se produce una gran acumulación de este nutriente en el suelo. El aliso ejerce además un efecto acidificante que hace disminuir el pH de la capa superior del suelo desde 8 hasta 5 en aproximadamente 50 años. Esto permite que *Picea sitchensis* invada la comunidad y desplace al aliso. La gradual acumulación de materia orgánica determina la estructuración y el aumento de la aireación y de la capacidad de retención hídrica del suelo.

En las laderas con drenaje deficiente, la sucesión no culmina en un bosque de *Tsuga* spp. y *Picea sitchensis*. Cuando el terreno es llano o con poca pendiente el bosque es invadido por musgos del género *Sphagnum* que acumulan agua y acidifican el suelo. El suelo queda entonces encharcado y mueren la mayor parte de los árboles, salvo algunos pinos que toleran la baja aireación del pantano resultante.

Caja 2: Sucesión secundaria en campos de cultivo de la Pampa Interior. (de D'Angela, E., León, R.J.C. y Facelli, J.M. 1986. Pioneer stages in a secondary succession of a pampean subhumid grassland. Flora 178: 261-270; Facelli, J.M., D'Angela, E. y León, R.J.C. 1987. Diversity changes during pioneer stages in a subhumid pampean grassland succession. Amer. Midl. Nat. 117: 17-25; D'Angela, E., Facelli, J.M. y Jacobo, E. 1988. The role of the permanent soil seed bank in early stages of a postagricultu-ral succession in the Inland Pampa, Argentina. Vegetatio 74: 39-45.; Chaneton, E.J., Facelli, J.M. y León, R.J.C. Mechanisms of succession in oldfield communities of the Inland Pampa. - datos sin publicar).



La expansión de la agricultura intensiva en la región pampeana ha provocado la alteración profunda del pastizal nativo y sus poblaciones componentes. La fisonomía actual de las áreas más afectadas de la Prov. de Buenos Aires está definida por el patrón de uso de la tierra; alternándose en el paisaje parcelas con diferente historia de cultivo y manejo pasturil. El disturbio causado por la extracción de la biomasa vegetal durante la cosecha de los cultivos determina la existencia de sitios abiertos a la colonización y da lugar a un proceso de sucesión secundaria. En un área de la Pampa Interior (Carlos Casares, W-Buenos Aires) se han estudiado los cambios en la composición y la estructura de la vegetación herbácea durante los primeros años de la sucesión post-agrícola. El desarrollo de la comunidad se analizó en una serie de parcelas contíguas que fueron instaladas después de la cosecha en años sucesivos.

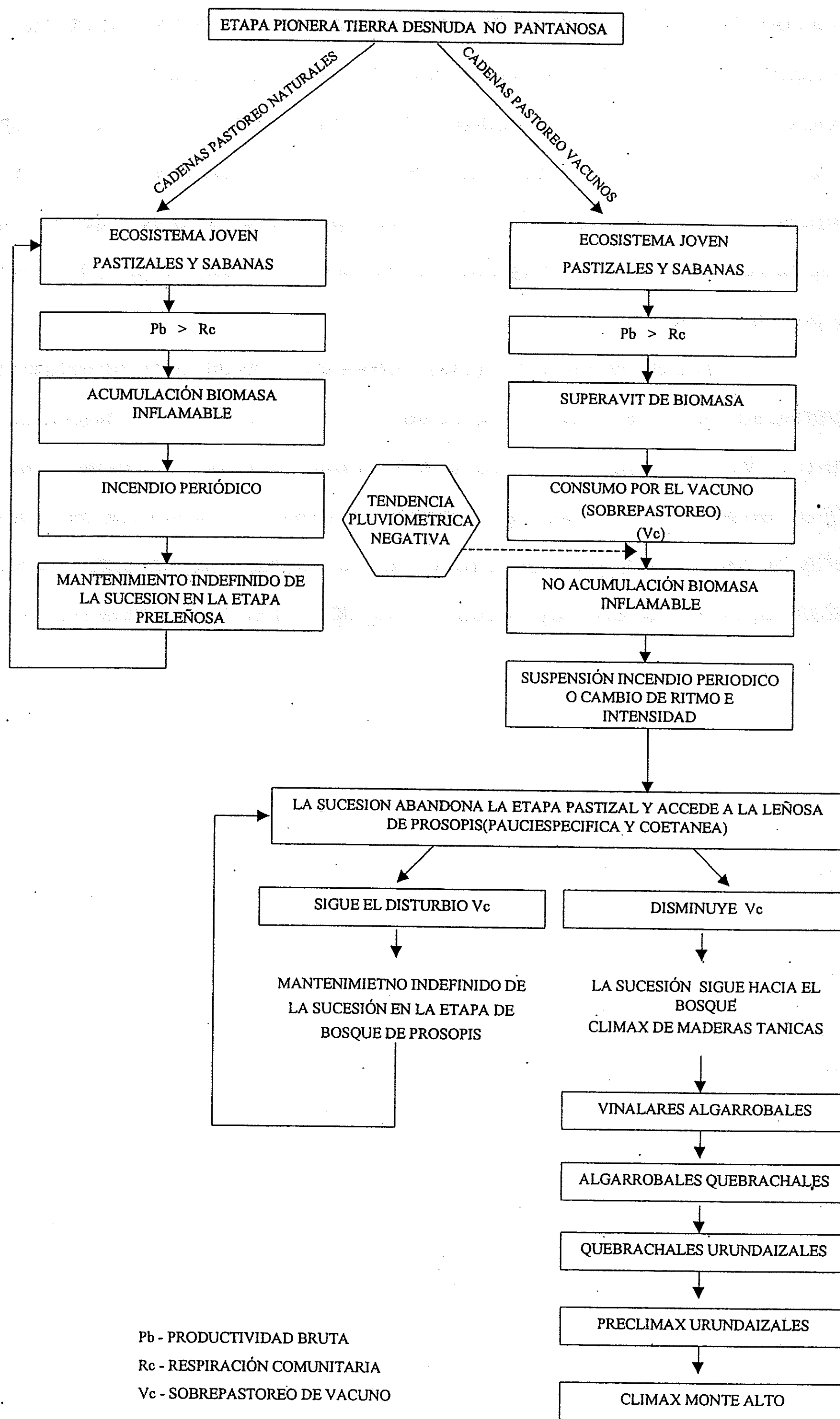
Los primeros años de la sucesión comprenden 3 etapas definidas por un reemplazo secuencial de grupos de especies (ver figura). La primera etapa se caracteriza por una gran diversidad de especies anuales (25spp) en su mayoría exóticas. Entre las planofilas que dominan hasta el 2do año se encuentran *Ammi majus*, *Viola arvensis*, *Conyza bonariensis*, *Carduus acanthoides* y *Ambrosia tenuifolia*. Estas especies están escasamente representadas en el banco permanente de semillas del suelo pero muchas de ellas formarían bancos transitorios.

El siguiente estadío está definido por la dominancia de una gramínea anual, *Lolium multiflorum*. Las semillas de *Lolium* no están presentes en el suelo al iniciarse la sucesión. La invasión de la comunidad por esta especie depende del arribo de propágulos exógenos y su establecimiento está facilitado por la broza depositada por las planófilas, que generaría condiciones más favorables para la instalación. A su vez, la densa capa de broza acumulada por *Lolium* al finalizar su ciclo, interfiere con la regeneración de las hierbas pioneras, a través de cambios en la disponibilidad de luz y el régimen térmico del suelo. *Lolium* inhibe transitoriamente la sucesión hasta que la cantidad de broza acumulada perjudica el reclutamiento de individuos de su propia población.

La presencia de los pastos perennes nativos sólo es evidente a partir del 4to año y su diversidad no supera las 8 especies por parcela. En esta etapa las especies más conspicuas fueron *Bromus unioloides*, *Deyeuxia viridiflavescens*, *Agrostis cordobensis*, *Briza subaristata*, *Stipa neesiana* y una exótica *Cynodon dactylon*. La ausencia de fuentes de dispersión cercanas sería la causa principal del retraso de los pastos nativos para colonizar estas parcelas ya que estas especies tienen muy pocos propágulos en el banco de semillas del suelo.

Caja 3. Modelo sucesional con distintos estados finales alternativos. (de Morello J.S., 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco argentino. IDIA 276:31-52)

La vegetación del centro de Formosa está compuesta por pastizales y bosques que se alternan en diferentes proporciones. Este diseño resulta en parte de la particular dinámica de estas comunidades vegetales asociada con el impacto del pastoreo y con los incendios. Morello (1970) describió esta dinámica mediante el diagrama que se muestra en esta caja. Mientras muchos pastos están adaptados para sobrevivir a incendios periódicos las especies leñosas son habitualmente sensibles al fuego. En los lugares no pastoreados por vacunos se acumula mucha biomasa porque el consumo de la fauna nativa –los principales consumidores nativos son las hormigas- y de

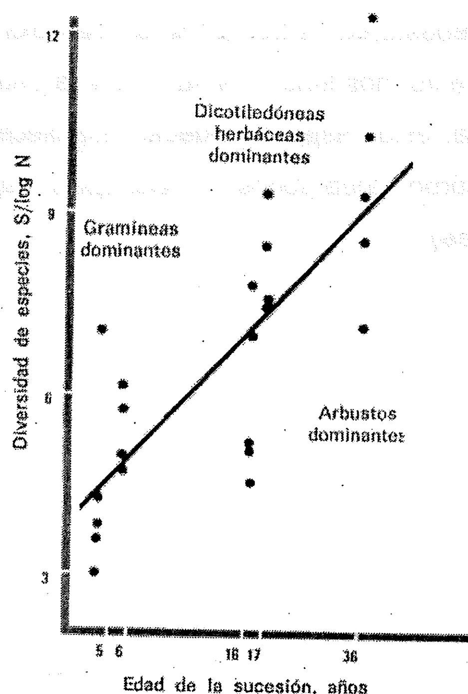


Evolución de un ecosistema de tierra firme, con o sin vacunos en el centro de Formosa. La figura no representa un diagrama de flujo sino una sucesión de tipos de vegetación.

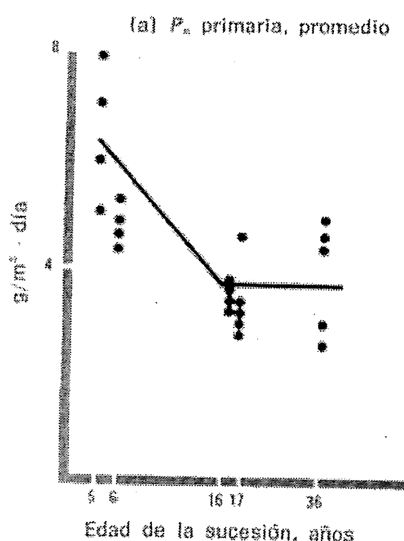
los descomponedores es mucho menor que la productividad primaria neta. Esta biomasa acumulada es inflamable y tarde o temprano ocurre un incendio que elimina las plántulas de las especies leñosas. Cuando la comunidad es sobrepastoreada por vacunos no ocurre esta acumulación de biomasa por lo que la probabilidad de un incendio es menor. Esto permite que las plántulas de especies leñosas con rápido crecimiento como el vinal (*Prosopis ruscifolia*) y el algarrobo negro (*Prosopis nigra*) sobrevivan y comiencen a sombrear a los pastos. Entre los años 1914 y 1937 este proceso fue aún acelerado por la ocurrencia de bajas precipitaciones. Si el sobrepastoreo continúa las leñosas pioneras compiten ventajosamente con otras leñosas de crecimiento más lento y la sucesión se detiene en esta etapa seral. Si, en cambio, se disminuye la carga, estas especies pueden establecerse y se instala un bosque con árboles de madera dura como quebrachos (*Schinopsis spp.*), lapacho (*Tabebuia ipe*) y urunday (*Astronium balansae*).

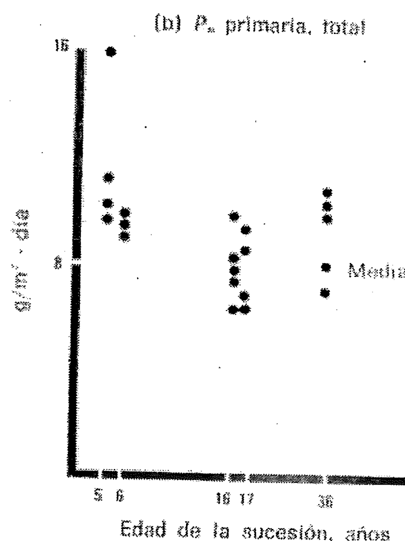
Caja 4. Cambios en la estructura y el funcionamiento de la comunidad a lo largo de una sucesión secundaria (de McNaughton S.J. 1974. The role of diversity in the energetics of plant communities. Ohio Journal of science 74:351-358; Hurd L.E., Mellinger M.V. y McNaughton S.J. 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. Science 173:1134-1136; Mellinger M.V. y McNaughton S.J.. 1975. Structure and function of successional vascular plant communities in Central New York. Ecological Monographs 45:161-182)

El estudio de la sucesión secundaria en los campos de cultivo abandonados del noreste de los Estados Unidos mostró que la diversidad de la comunidad vegetal aumentaba durante los primeros 36 años (figura 1). Durante este período la comunidad estuvo dominada sucesivamente por pastos, por dicotiledoneas herbaceas y por arbustos.



Junto con el aumento de la diversidad disminuía la sincronización entre los períodos de crecimiento de las especies vegetales de la comunidad. A medida que esto ocurría los aumentos y disminuciones en la biomasa de las diferentes especies se compensaban cada vez más a lo largo del año y la biomasa total de la comunidad se volvía menos fluctuante. Como resultado la productividad medida como el aumento en la biomasa de la comunidad a lo largo de la estación de crecimiento disminuyó a lo largo de la sucesión





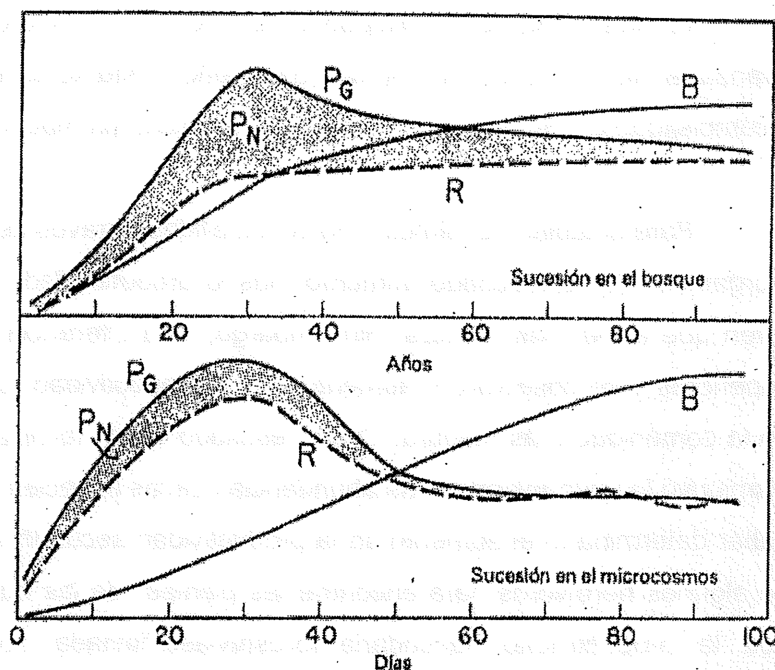
(Figura II a). En cambio, la productividad medida como la suma de los aumentos de biomasa de las diferentes especies, permaneció constante durante todo el período estudiado (figura II b). Como el período de crecimiento de las plantas está relacionado con sus respuestas a la temperatura, a la lluvia, al fotoperíodo y a la disponibilidad de nutrientes, estas tendencias reflejan una disminución en la amplitud del nicho de las especies integrantes de la comunidad .

La diversidad de los artópodos herbívoros y carnívoros en un stand de edad sucesional avanzada fue mayor que en uno de edad menor. Esto sería consecuencia de la mayor diversidad y complejidad estructural de la comunidad vegetal más madura.

Para estudiar los cambios en la estabilidad a través de la sucesión se aplicó un fertilizante inorgánico. Como resultado aumentó más la productividad primaria neta en la comunidad más joven que en la más madura. Sin embargo, esta diferencia se invirtió para los niveles tróficos superiores y se observaron aumentos en la productividad de herbívoros y carnívoros mayores en la comunidad más madura. Como resultado de la fertilización en la comunidad más madura disminuyó la uniformidad en las abundancias de las especies vegetales (equitatividad). Esto pudo haber determinado el aumento de la productividad secundaria por un aumento en la capacidad de algunos herbívoros para encontrar las plantas de las que se alimentan. Otra posibilidad es que la productividad secundaria no estuviese limitada por la productividad primaria sino por algún nutriente cuyo contenido en los tejidos vegetales aumentase por efecto de la fertilización.

Caja 5. Comparación entre la sucesión en un microcosmos de laboratorio y en un bosque (de Odum E.P: 1971. Fundamentals of Ecology. W.B. Saunders Company. Philadelphia.. 574 p.; Cooke G.D. 1967. The pattern of autotrophic succession in laboratory microecosystems. BioScience 17:717-721; Kira T. Y Shidei T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. Japanese Journal of Ecology 17:70-87)

En la figura se compara una sucesión autotrófica de 100 días de duración estudiada por Cooke (1967) en un microcosmos de laboratorio con el modelo hipotético de una sucesión de 100 años en un bosque presentado por Kira y Shidei (1967).



Cambios en flujos de energía en un bosque y un microcosmos de laboratorio a lo largo de la sucesión. P_G, producción bruta; P_N, producción neta; R, respiración de la comunidad; B, biomasa.

Durante los primeros 40 a 60 días en el experimento de microcosmos la producción (P) superó a la respiración (R) por lo que se acumuló biomasa (B) en el sistema. El sistema se equilibró entre los 60 y 80 días. En el equilibrio se mantuvo una gran estructura de materia orgánica con pequeñas tasas de producción y respiración. Estas tendencias resultan de los procesos biológicos que ocurren dentro del ecosistema en cuestión (sucesión autogénica). Si bien la extrapolación de los resultados del microcosmos a los sistemas naturales no es totalmente válida porque estos son sistemas abiertos, las mismas tendencias observadas en el laboratorio ocurrirían en sistemas terrestres y en grandes cuerpos de agua cuando predominaran los mecanismos de la sucesión autogénica. En los casos de sucesión alogénica como la que ocurre en lagos que se eutrofican por entrada de nutrientes desde la cuenca o en campos periodicamente fertilizados estas tendencias pueden modificarse porque el sistema es mantenido en estados sucesionales tempranos.

Caja 6. El modelo sucesional en el manejo de pastizales (de Westoby M., B Walker y I. Noy Meir. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. Journal of Range Management 42(4):266-274.)

El modelo sucesional de manejo de pastizales se basa fundamentalmente en las ideas de Clements acerca de la sucesión. Este modelo supone que, en ausencia de pastoreo, un pastizal presenta un estado persistente (climax). La sucesión hacia ese estado climáxico es un proceso contínuo. El pastoreo produce cambios también continuos y progresivos pero de sentido inverso a los de la sucesión (retrogresión). De tal manera la presión de pastoreo puede hacerse igual y opuesta a la tendencia sucesional, induciendo un equilibrio en la

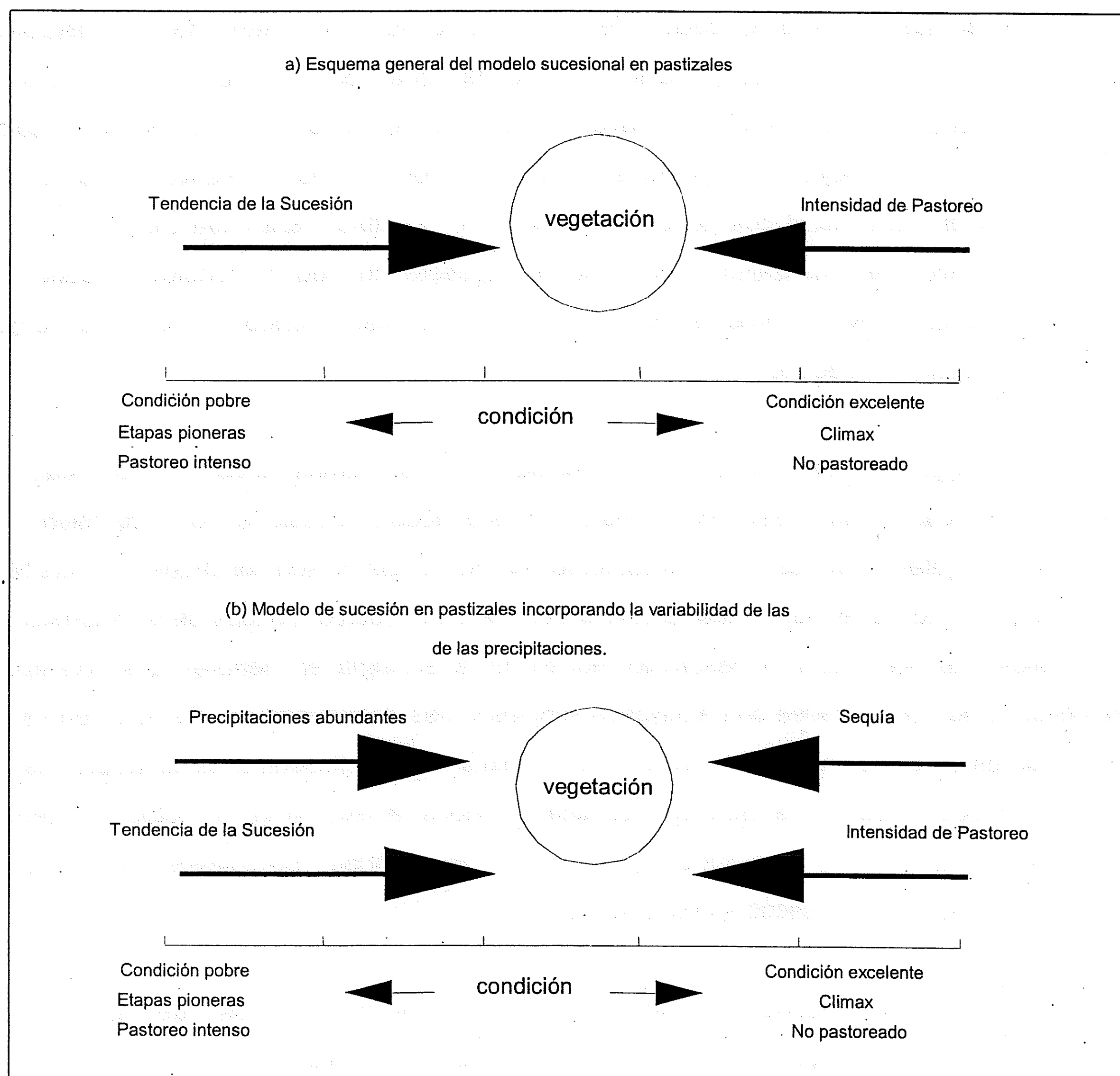


Figura 1. Esquema general del modelo sucesional de manejo de pastizales.

vegetación a una dada carga animal. En ese punto de equilibrio se obtendrían los mejores resultados desde el punto de vista ganadero. Todos los posibles estados de la vegetación pueden ordenarse en un continuum (figura 1a) desde una condición pobre, altamente pastoreada y sucesionalmente temprana hasta una condición excelente, no pastoreada y climáxica. Condición es el término técnico que indica la posición de un stand en el continumm. La tendencia indica el sentido de los cambios que están operando en el pastizal. El modelo reconoce que la magnitud y sentido de los cambios son afectados por la disponibilidad de agua. Un año seco produce cambios de igual sentido que un aumento de la carga. El modelo que incorpora este efecto de la precipitación se presenta en la figura 1b.

El primer paso para la aplicación de este modelo es el inventario de los pastizales, clasificados de acuerdo a su tipo climáxico. Dentro de cada tipo climáxico cada pastizal es clasificado de acuerdo a su condición. A través de ensayos de carga se evalúa en qué medida una dada carga animal mejora o empeora la condición. A partir de estos ensayos sería posible definir la condición del pastizal que puede mantenerse en equilibrio para cada carga animal. El modelo de sucesión en pastizales opera bajo el supuesto de que la condición puede ser modificada continua y reversiblemente ajustando la carga animal y dando al sistema el tiempo suficiente para alcanzar el equilibrio.

Los ecólogos de pastizales han acumulado en los últimos años una cantidad de evidencias empíricas en las cuales los supuestos de este modelo sucesional no se cumplen. Los cambios en la vegetación en respuesta al pastoreo con frecuencia no son continuos ni reversibles ni consistentes. Esto ha llevado a una reformulación de los aspectos teóricos de la dinámica de los pastizales que acompaña al desarrollo teórico de la ecología en general. Los conceptos Clementsianos de comunidades con equilibrios simples y vías determinísticas de sucesión ya no son dominantes en ecología como cuando fueron originalmente aplicados a estos problemas de manejo. El estado actual de la ciencia ecológica reconoce la existencia de estados estables alternativos para un sistema, transiciones irreversibles y discontínuas, comunidades en estado de no-equilibrio y efectos estocásticos sobre la sucesión.

En los pastizales pueden reconocerse una serie de mecanismos que dan lugar a dinámicas complejas y que apartan a la sucesión del modelo deterministico:

- Se vió que para su establecimiento muchas poblaciones requieren de eventos raros (por ejemplo una alta producción de semillas cuando la población de granívoros es baja seguida de

precipitaciones en un momento del año en donde éstas tienen una baja probabilidad de ocurrir, etc.).

- La respuesta de las distintas especies a la presión de pastoreo puede no ser lineal. Para un rango de cargas animales una especie puede aumentar o disminuir su cobertura con el pastoreo, pero superado una intensidad de pastoreo su persistencia puede quedar definitivamente comprometida.
- El resultado de la competencia entre un conjunto de especies, y por lo tanto el curso de la sucesión, puede depender de los valores iniciales de abundancia de cada uno de los competidores.
- Cambios en la vegetación pueden provocar cambios en el suelo (por ejemplo erosión laminar) que no pueden ser revertidos dentro de una escala de tiempo relevante en el manejo de pastizales.

El reconocimiento de los posibles estados del sistema, de los factores responsables de las transiciones entre estados y de la probabilidad asociada a esos factores permite el diseño de esquemas de manejo capaces de aprovechar las oportunidades que ofrece el sistema y de evitar los riesgos que plantea.

PROBLEMAS

1- Los pastizales naturales del W de la Región Pampeana han sido profundamente alterados por la actividad antrópica. En nuestros días, no existen relictos de ese tipo de vegetación nativa en los paisajes de la región. Los estudios realizados sobre la sucesión secundaria en campos de cultivo abandonados en áreas donde el pastoreo continuo fue excluído, indican que los pastos nativos perennes se reestablecen en tales ambientes luego de transcurridos al menos 3 años desde la interrupción del disturbio. En cambio otras dos especies de gramíneas, (*Lolium multiflorum* y *Bromus_unioloides*) son pioneras en estas comunidades sucesionales y, frecuentemente, se transforman en las dominantes del pastizal. En la Tabla se muestra la dinámica de la cobertura para estos tres componentes del pastizal en parcelas clausuradas luego de la cosecha de girasol. Comente estos resultados y proponga 2 hipótesis basadas en diferentes mecanismos de sucesión que permitan explicar el retraso en la invasión de las gramíneas nativas.

Tabla 1. Porcentajes de cobertura aérea promedio en 20 marcos de 1 m^2 distribuidos al azar dentro de la parcela. Entre paréntesis se indica el número de cuadrados ocupados por cada componente del pastizal considerado en cada muestreo (frecuencia). # años de clausura.

	Edad Sucesional						
	0#	1	2	3	4	5	6
Lolium multiflorum	--	5 (6)	20 (12)	38 (18)	45 (20)	62 (20)	50 (20)
Bromus unioloides	--	0.5 (4)	2 (7)	6.5 (11)	10 (12)	15 (15)	20 (18)
Pastos nativos perennes	--	--	--	--	0.5 (3)	6 (4)	12 (6)

2- Postule cómo variará el patrón de la sucesión vegetal entre las 4 situaciones que surgen de combinar disturbios de *intensidad* alta o baja, con disturbios de *extensión* grande o pequeña, en términos de: (a) las estrategias de reproducción/dispersión de las especies pioneras; (b) la longitud y velocidad de las trayectorias sucesionales. Proponga un ejemplo para cada caso.

3- Analice los cambios que podrían producirse en las poblaciones de malezas y en sus estrategias como consecuencia del reemplazo de un sistema de producción basado en un cultivo primavero-estival (por ej. Maíz), por un sistema de doble cosecha (ej. Trigo-soja). Incluya en su respuesta los ciclos de vida hipotéticos de malezas adaptadas a cada situación y postule cuáles serían los mecanismos de desbloqueo de la germinación mejor ajustados en cada caso. ¿Cuál cree Ud. que será la dinámica de estas poblaciones si los períodos agrícolas se alteran, cada cinco años, con la implantación de praderas permanentes?

CAPÍTULO 11

INVENTARIO Y DESCRIPCIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES

1. Introducción

La Argentina en su extensa superficie territorial presenta una gran diversidad climática, geológica, topográfica, florística y faunística. Esto permite reconocer una serie de regiones con particularidades muy notorias. Hay regiones como los contrafuertes del Aconquija, los Andes patagónicos o las sierras misioneras, donde la precipitación sobrepasa los 2.000 mm anuales, y otras, como por ejemplo el centro de San Juan y La Rioja, donde apenas llega a los 100 mm anuales. Esa diversidad, y la de otras características climáticas relacionadas, como la amplitud térmica, intensidad y frecuencia de vientos, magnitud de la radiación, etc., determina que desde el punto de vista del uso pasturil y agrícola, se puedan reconocer zonas áridas, semiáridas y húmedas. A las dos primeras corresponde gran parte del área total del país.

La estructura y el funcionamiento de los ecosistemas de cada zona están determinados no sólo por las características actuales de su clima, sino que dependen de los tipos de suelos que presentan y de las poblaciones, vegetales y animales (biota) existentes. Estos aspectos dependen de la geomorfología y, como ésta, son consecuencia de los paleoclimas dominantes durante las últimas eras geológicas. Por ejemplo, en la depresión del Salado (Pcia. de Buenos Aires), la diversidad actual de los paisajes incluye grandes extensiones con relieve casi nulo, numerosas lagunas encadenadas, depresiones circulares asociadas a lomadas semilunares (asiento de pueblos y cascos de estancias), y extensas áreas planas inundables. Los suelos forman complejos mosaicos donde se alternan suelos con horizontes gleizados, con horizontes salinizados, con manto de tosquilla o con perfiles fósiles. Esta heterogeneidad es dificil de comprender y caracterizar, y por lo tanto de diferenciar en cuanto a su manejo, si no se comprende su origen (génesis) y si no se tienen en cuenta las características de aridez de los paleoclimas que la modelaron estos ambientes. La vegetación herbácea de toda esa región tiene, sin duda, relación con la juventud geológica de la región. Esta podría ser también una de las causas de la existencia de un alto número de especies que se han naturalizado y forman parte hoy de las comunidades espontáneas del área.

Sin tener en cuenta el aspecto determinado por el uso, es evidente que la gran llanura de acumulación (loess y limos) chaco-pampeana se enriquece en elementos leñosos desde el N y el W, lo que podría interpretarse como consecuencia de un lento avance de poblaciones de

fanerófitas desde esas regiones. Los pastizales más ricos del país se encuentran en la región pampeana y están asociados a los suelos profundos y al clima húmedo y benigno de las regiones vecinas al atlántico y a la mesopotamia. En las regiones áridas la vegetación arbustiva caracterizada por su xerofitismo y su escasa cobertura, del tipo de los jarillares de Mendoza o La Rioja, se relacionan con cuencas cerradas (bolsones) continentales o con terrazas y viejas cordilleras desgastadas, en el centro de Chubut o de Río Negro. Las únicas selvas con orquídeas, bambúseas y palmeras y gran riqueza en especies maderables, se presentan en las regiones con grandes precipitaciones señaladas más arriba, y en las latitudes más boreales (cercanías del trópico). Estos ejemplos dan una idea de la estrecha relación causal existente entre las actuales unidades de vegetación, en las que sustenta gran parte del desarrollo de nuestra sociedad, y las características actuales y pasadas del medio (geológico, geomorfológico, climático y edáfico) en que se originaron y evolucionaron.

2. La fisonomía de la vegetación y el análisis de la heterogeneidad regional

La vegetación es un componente muy importante para la caracterización del paisaje de una región. Su descripción incluye dos aspectos: el florístico y el fisonómico. La descripción florística involucra el relevamiento completo de las especies presentes y la identificación de comunidades vegetales o unidades florísticas definidas a partir de un arreglo particular de especies. La fisonomía de la vegetación se define por la proporción en que cada forma de vida contribuye a la comunidad vegetal. Esta definición de la estructura, de menor detalle conceptual que la florística es, en muchas ocasiones, suficiente para describir a nivel regional la heterogeneidad de la vegetación. Así, por ejemplo, se puede hablar de fisonomía de bosque cuando la proporción de fanerófitas supera a la de las demás formas de vida. También la cobertura, la estratificación y las características del follaje (tipo, tamaño y forma de las hojas) de las formas de vida dominantes contribuyen a definir la fisonomía de la vegetación de una región (Tabla 11.1). Las características del follaje pueden resumirse en lo que se denomina función, y de acuerdo a ella el follaje puede ser caducifolio, perennifolio, suculento o áfilo.

Todas las características enunciadas dependen en mayor o menor grado del tipo de clima dominante y, en este sentido, la fisonomía constituye un indicador del clima de una región. Una fisonomía de selva siempreverde de hojas anchas está determinada por un clima lluvioso, con temperatura elevada y uniforme a lo largo del año, y sin heladas (por ejemplo, la Yunga boliviana). En cambio, una estepa arbustiva con baja cobertura corresponde a un clima generalmente continental, con escasas precipitaciones que ocurren en forma de lluvias

torrenciales, con gran amplitud térmica diaria y con vientos secos que determinan un déficit hídrico casi constante. Ejemplo de esta situación es la vegetación denominada "monte" en las provincias de Río Negro, Mendoza, San Juan y La Rioja. Al estar determinada por el clima, la fisonomía de la vegetación suele correlacionarse también con la topografía de una región. Por ejemplo, las elevaciones del Aconquija y del Ambato en Tucumán y Catamarca determinan altas precipitaciones en sus estribaciones orientales. Esto posibilita que en estas laderas haya selvas y bosque siempreverdes, que contrastan con los bosques de xerófitas o las estepas arbustivas que hay en el pedemonte.

La fisonomía de las comunidades de un área condiciona la existencia de las comunidades animales. Muchas especies animales son específicas en cuanto a sus condiciones de habitat y este habitat está frecuentemente asociado con la vegetación. Por ejemplo, en el sudeste de América del Norte, el pájaro carpintero de cabeza colorada que nidifica en los troncos de *Pinus palustris* está en peligro de extinción debido al reemplazo de las sabanas dominadas por dicha especie por bosques secundarios, plantaciones de árboles, cultivos agrícolas o urbanizaciones.

El estudio de la fisonomía de la vegetación es una herramienta útil y primaria para diferenciar grandes ambientes ecológicos. Ecosistemas similares en fisonomía y función se denominan **biomas**. Los principales biomas del territorio argentino son el desierto, el pastizal, la sabana y el bosque. Dentro de cada bioma pueden distinguirse generalmente unidades menores más uniformes en su fisonomía, que se denominan tipos de vegetación (Tabla 11.1). A continuación se citan una serie de tipos de vegetación, presentes en el país, como ejemplos de los distintos biomas.

Tipos de Vegetación

a) Bioma pastizal

Pradera: praderas en la pampa ondulada (Buenos Aires).

Estepa graminosa: estepas de psamófitas del centro de San Luis.

Vega de ciperáceas: "mallines" en la Patagonia.

b) Bioma sabana

Sabana: sabanas del NE del Chaco: de ñandubay y palma (*Copernicia alba*) con espartillo (*Elionurus muticus*).

Parque: parque del NE del Chaco: isleta de "monte fuerte" (*Schinopsis balansae* y otros) con espartillar (*Elionurus muticus*).

Estepa arbustiva: matorral bajo de mata negra (*Verbena tridens*) en patagonia, centro de Santa Cruz.

Bioma = unidad biogeográfica.

c) Bioma bosque

Bosque caducifolio: bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) en la cordillera patagónica.

Bosque perennifolio: bosque de mirtáceas en Salta y Tucumán.

Bosque de xerófitas: bosque de quebracho blanco y quebracho colorado en el Chaco.

Bosque de coníferas: bosque de cipreses al W de Neuquén.

Selva subtropical: selva de laureles, palo rosa, guatambú, en Misiones.

Selva templada: selva de alerce y coihue al SW de Río Negro y NW de Chubut.

d) Bioma de desierto

Desierto frío: altas cumbres de los Andes.

Desierto cálido: valle de Ischihualasto en San Juan.

Los tipos de vegetación y los biomas quedan definidos a partir de una serie de atributos: formas de vida dominantes, cobertura, estratificación, cobertura, tamaño y función de las hojas entre otras (Tabla 11.1).

Tabla 11.1. Características de los principales tipos de vegetación de la República Argentina

Bioma	Tipo de Vegetación	Formas de vida dominantes	Cobertura	Estratos	Función	Tipo y tamaño de hojas	Otras	Ejemplos en la Argentina
Pastizal	**Pradera**	Hemicriptófitas Caméfitas Geófitas Terófitas	Alta 90 - 100 %	2 - 3	Perennifolia	Graminiforme mediana		Praderas de la Pampa inundable
	Estepa Graminosa	Hemicriptófitas Caméfitas Terófitas	Media 50 - 70 %	1 - 2	Caducifolia	Graminiforme mediana	Estaciones de descanso bien marcadas. Sequía estival y heladas.	Estepas de psamofitas del centro de San Luis. Estepa de *coirón dulce* del SW de Chubut
	Vega de Ciperáceas	Geófitas Hemicriptófitas	50 - 100 %	1 - 2	Perennifolia, áfila	Graminiforme	Aporte de agua permanente, cauces de ríos, vertientes, etc.	*Mallines* patagónicos
Sabana	**Sabana**	*Mosaico:* Hemicriptófitas Caméfitas Fanerófitas aisladas	50 - 100 % (estrato herbáceo)	3 - 4	Perennifolia, caducifolia	Graminiforme grande compuesta	Mosaico de suelos, impronta de fuego	Palmares de *yatay* en la Mesopotamia, sabana de *ñandubay* y palma al NE del Chaco
	Parque	*Mosaico:* Hemicriptófitas Caméfitas Fanerófitas en grupos	50 - 100 % (estrato herbáceo)	3 - 4	Perennifolia, caducifolia	Graminiforme grande compuesta	Mosaico de suelos, impronta de fuego	*Espartillar* con isletas de *monte fuerte*, NE del Chaco
	Estepa Arbustiva	Caméfitas Nanofanerófitas Terófitas	Baja 10 - 50 %	1 - 2	Afila, caducifolia, suculenta	Esclerófila pequeña	Suelos esqueléticos, erosión eólica, déficit hídrico estival	*Jarillal* de La Rioja, matorral de *mata negra* en Santa Cruz

Tabla 11.1. Continuación

Bioma	Tipo de Vegetación	Formas de vida dominantes	Cobertura	Estratos	Función	Tipo y tamaño de hojas	Otras	Ejemplos en la Argentina
Bosque	**Bosque caducifolio**	Fanerófitas. Hemicriptófitas, Geófitas	Alta 100 %	1 arbóreo 1 herbáceo	Caducifolia	Membranáceas	Epoca de reposo muy marcada (nieve o sequía)	Bosque patagónico de *lenga* y *ñire*. Bosque de *aliso* (Tucumán)
	Bosque perennifolio	Fanerófitas, Hemicriptófitas, Geófitas, Terófitas	Media	Muchos	Perennifolia	Coriáceas, medianas	Verano seco, invierno húmedo, descanso estival parcial	Bosque de *Schinus spp.*, *Schinopsis sp.* y *Fagara coco*, sierras de Córdoba
	Bosque de xerofitas	Fanerófitas, Hemicriptófitas, Geófitas, Terófitas	Media a baja 50 - 70 %	Muchos	Caducifolia, áfila, suculenta	Compuestas, esclerófilas, pequeñas	Climas semiáridos	*Algarrobales* del Chaco
	Bosque de coníferas	Fanerófitas, Hemicriptófitas	Media a alta	1 - varios	Perennifolia	Aciculares, pequeñas	Climas húmedos	Bosque de *ciprés*, SW de Neuquén
	Selva subtropical	Fanerófitas, Lianas, Epífitas	Muy alta	muchos, 1 en selva virgen	Perennifolia	Compuestas membranáceas tenues, grandes	Con estación de floración apenas marcada. Clima cálido - húmedo.	Selva misionera. Selva de pie de monte,Tucumán.
	Selva templada	Fanerófitas, Epífitas	Muy alta	Muchos	Perennifolia	Coriáceas, medianas a pequeñas	Estación fría con poca actividad vegetativa.	Selva de los lagos Frías y Futalaufquen
Desierto	**Desierto frío**	Geófitas, Caméfitas	Muy baja	1	Caducifolia	Graminiforme, pequeña	Activa en meses estivales.	Altas cumbres de la Puna
	Desierto cálido	Caméfitas, Terófitas	Muy baja	2	Caducifolia, áfila	Coriácea	Erosión hídrica y eólica, lluvias torrenciales	Valle de la Luna, Ischigualasto, San Juan.

Caja 11.1. Distribución de los tipos de vegetación en relación con el clima (FAO 1986 Datos Agroclimáticos para América Latina y el Caribe).

Las condiciones climáticas de distintas localidades se pueden representar de manera muy resumida mediante la temperatura media y la precipitación anual. En función de estas variables se puede representar la distribución de los tipos de vegetación en relación con el clima. Se puede observar que el reemplazo entre tipos de vegetación es gradual y, por lo tanto, no se pueden establecer límites netos entre los climas asociados con cada uno. Sin embargo, resulta notorio que en ambientes semejantes de distintos continentes las formas de vida dominantes son las mismas y que, en general, en el gradiente hacia condiciones más favorables aumenta la complejidad fisonómica: mayor número de formas de vida ordenadas en mayor número de estratos más altos y con mayor cobertura del suelo.

Los gráficos de este tipo constituyen una considerable simplificación ya que no consideran aspectos del clima, como la estacionalidad de las precipitaciones y la amplitud térmica, que son importantes determinantes de la estructura de la vegetación. Por otra parte, la correspondencia entre clima y tipo de vegetación no es perfecta. En algunos ambientes, factores tales como las características edáficas o la exposición a fuegos frecuentes determinan cuál será el tipo predominante entre dos tipos de vegetación adaptados a características climáticas semejantes. La figura 11.1 presenta un gráfico como el descripto elaborado para algunas localidades de nuestro país y países limítrofes (interpretar usando la información de la Tabla 2 y la Figura 2).

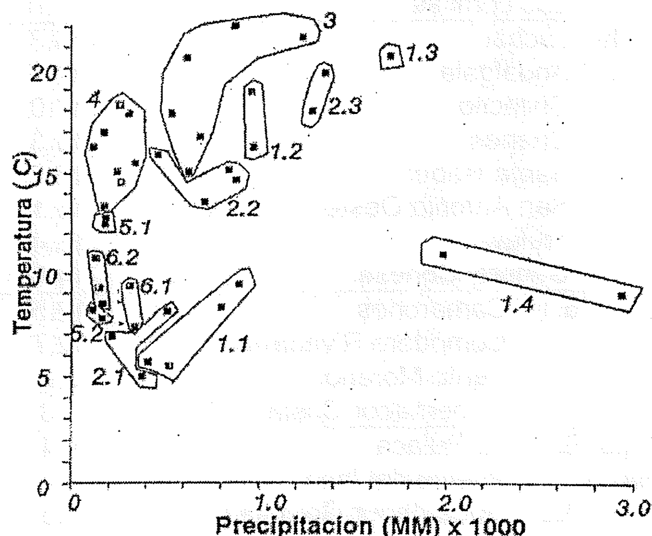


Figura 11.1. Relaciones entre tipos de vegetación, temperatura media anual y precipitación media anual en 41 localidades del sur de América del Sur.

Tabla 11.2. Distribución de fisonomías en relación con la temperatura promedio y la precipitación anual. Ver ubicación de las localidades en el mapa de la figura 11.2.

Tipo de Vegetación	Localidad	T(ºC)	PP(mm)
1. Selva subtropical y bosque templado	1.1 El Bolsón	9.5	896
	Ushuaia	5.5	524
	El Turbio	5.7	412
	Bariloche	8.3	804
	1.2 Jujuy	16.3	973
	Tucumán	18.9	963
	1.3 Iguazú	20.6	1700
	1.4 Puerto Montt	11.0	1982
	Puerto Aysen	9.0	2941
2. Pastizal (praderas y estepas graminosas)	2.1 Esquel	8.1	515
	Río Gallegos	6.9	222
	Río Grande	5.0	378
	2.2 Dolores	14.7	879
	Pehuajó	15.2	841
	Villa Unión	15.9	460
	Barrow	13.6	712
	2.3 Bage	18.0	1287
	Uruguaiana	19.8	1356
3. Bosque xérico, sabana y parque	Salta	16.8	688
	Corrientes	21.5	1234
	Añatuya	20.5	617
	Villa Dolores	17.9	535
	Santa Rosa	15.1	626
	Las Lomitas	22.0	874
4. Estepa arbustiva alta (matorral)	Jachal	16.3	119
	Andalgala	17.9	308
	Chilecito	17.0	179
	Chepes	18.3	261
	Santa Isabel	15.5	340
	San Antonio Oeste	15.1	243
	Trelew	13.4	179
	General Conesa	14.6	267
5. Estepa arbustiva baja	5.1 Camarones	12.5	180
	Comodoro Rivadavia	12.7	189
	5.2 Perito Moreno	8.2	116
	Gobernador Costa	7.8	168
6. Semidesierto (estepa arbustiva muy baja y rala)	6.1 La Quiaca	9.4	312
	Puente del Inca	7.4	342
	6.2 Gobernador Gregores	8.5	170
	Sarmiento	10.8	132
	Maquinchao	9.3	151

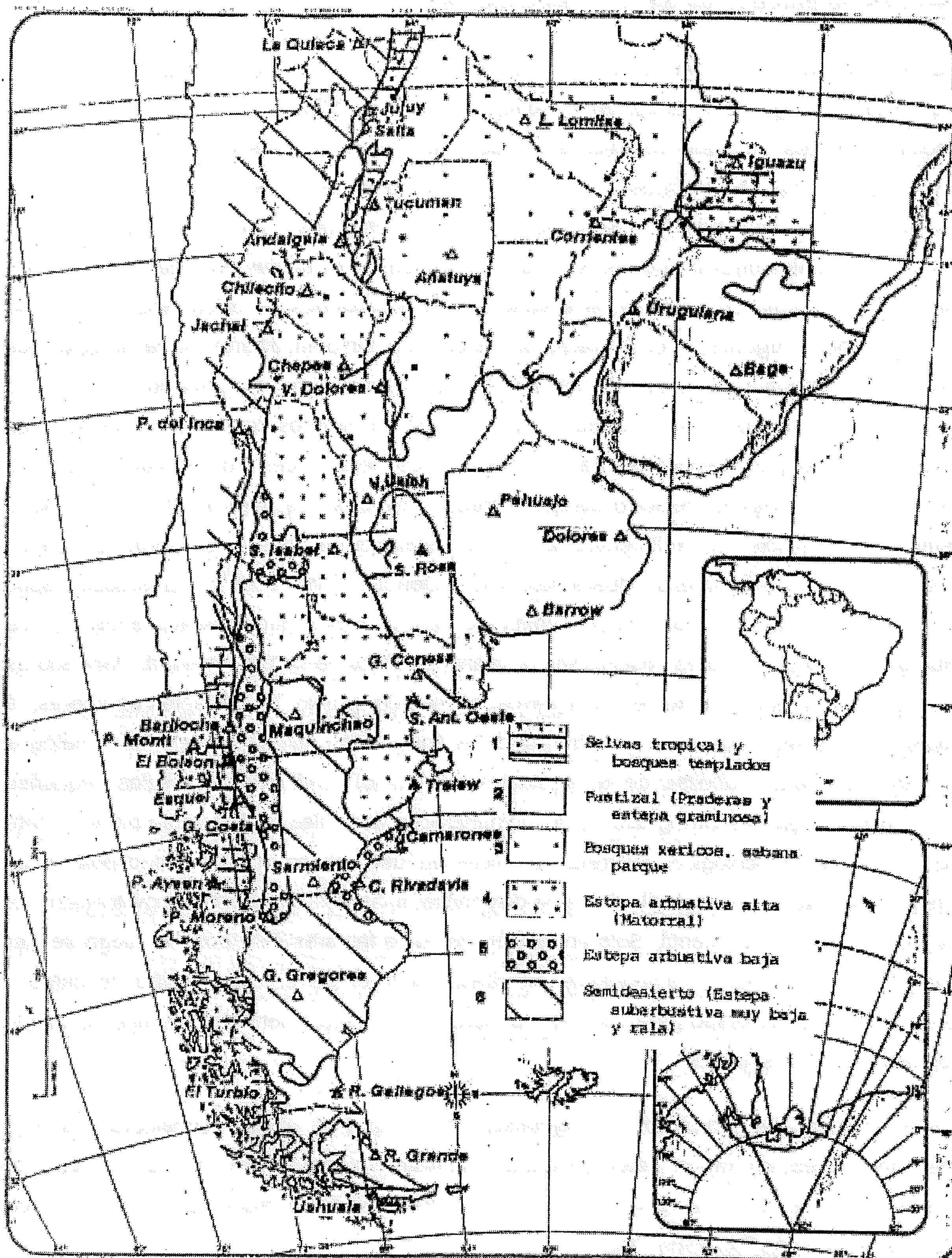


Figura 11.2: Grandes tipos de vegetación de la República Argentina

3. Niveles de percepción de la heterogeneidad

El estudio de la ecología comprende varios niveles de organización para los cuales se utilizan distintas magnitudes de tiempo y espacio. Así, la cuantificación de los caracteres de las poblaciones locales en áreas relativamente pequeñas como, por ejemplo, el estudio de las poblaciones de *Stipa brachychaeta* en los alfalfares de la zona de Rafaela, requiere una metodología y una intensidad de observación totalmente diferentes a las que se utilizan para el análisis genecológico de poblaciones con muchos ecotipos, distribuídas en áreas de extensión regional o continental (por ejemplo: el estudio de las poblaciones de *Stipa brachychaeta* en toda la Repûblica Argentina). Los niveles de percepción también difieren si se estudian los cambios que presentan los caracteres de una población durante un solo período vegetativo, o los mecanismos que permiten la especiación a lo largo de millones de años. Asimismo, para abordar la distribución geográfica de las poblaciones será necesario considerar escalas continentales y geológicas (relación tiempo y áreas), mientras que para definir la comunidad vegetal en una región nos limitaremos al estudio detallado de un sitio en particular, en un momento determinado. Ambas situaciones son extremas, pero existen numerosos casos intermedios que obligan a considerar problemas, más o menos dependientes entre sí, que involucran patrones y factores observables a diversos niveles de heterogeneidad. Para ello es indispensable plantear claramente los objetivos, el nivel de trabajo, las variables de interés, la metodología y la representación cartográfica, a los fines de no utilizar, por ejemplo, métodos muy detallados para el análisis de la vegetación en el nivel continental, o escalas pequeñas (poco detalladas) para la cartografía de las comunidades vegetales dentro de un potrero. Ante cualquier problema ecológico concreto, la eficiencia del estudio estará supeditada a los recursos económicos, al personal, al tiempo disponible, a las posibilidades de movilización y al instrumental con que se cuenta. Sólo en función de estos factores será posible, luego de fijar los objetivos, determinar la metodología adecuada, el nivel del estudio, el tipo de datos a obtener, el tiempo necesario para concretar el estudio y la escala definitiva de representación cartográfica de los resultados.

Entonces, para el estudio de la vegetación de un área se pueden considerar distintos niveles de percepción de la heterogeneidad espacial y temporal de la misma, con sus correspondientes escalas de representación. Long (1968) propuso organizar esos niveles de percepción según una "pirámide" (Figura 11.3).

E = Unidades de la vegetación biogeográficas
A = Variable Ecológica activa que causa heterogeneidad
B = Escala Cartográfica de Representación
C = Metodología de Estudio
D =

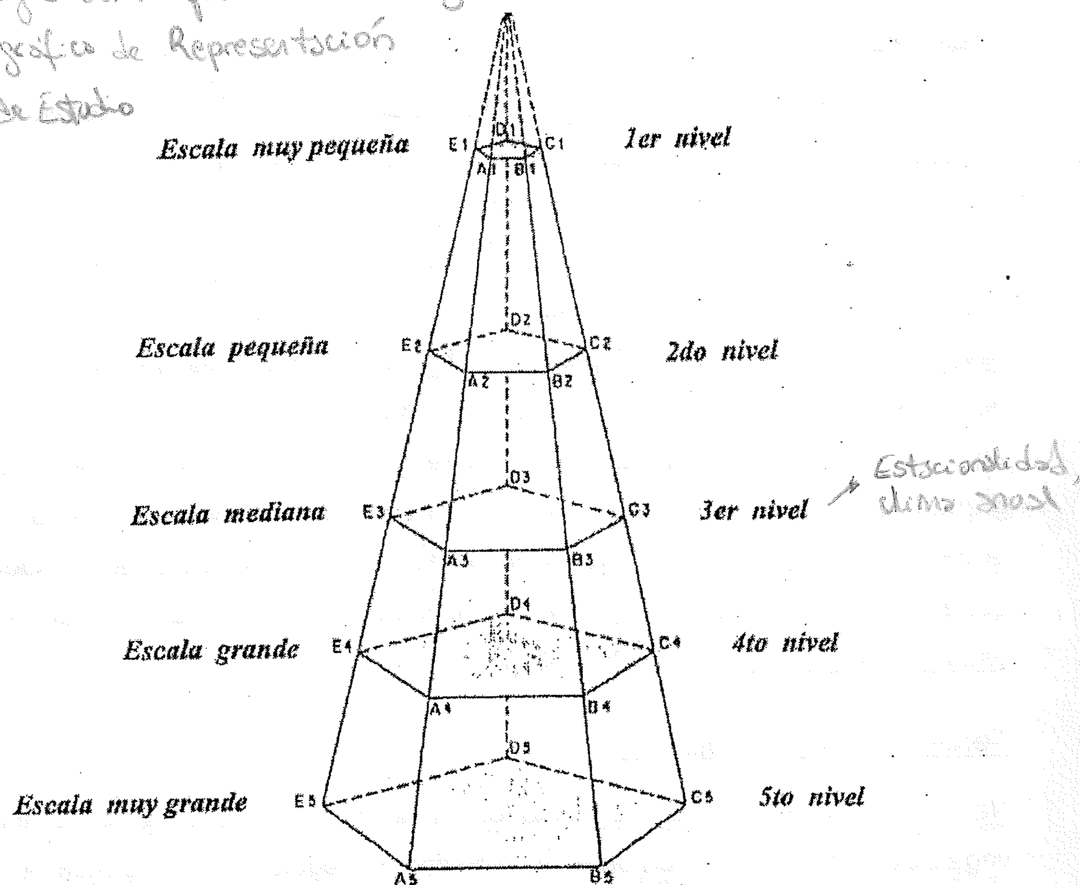


Figura 11.3. Pirámide de percepción de los niveles biogeográficos. Cada arista corresponde a un tipo de unidad biogeográfica o de relación entre la vegetación y las variables ecológicas activas. Por ejemplo: la arista E1-E5 corresponde a las escalas de expresión cartográfica para cada nivel, la B1-B5 a las variables ecológicas preponderantes en cada uno de ellos, y la C1-C5 a las unidades biogeográficas que correspondan.

Primer nivel de percepción:

Corresponde a la visión a ojo desnudo que se tendría desde un satélite orbital. Sólo nos será posible detectar las masas continentales y marinas, los desiertos (Sahara), las selvas extensas (Amazonas) y las grandes cadenas montañosas (Andes, Himalayas). En este nivel será solamente posible inferir algunas relaciones entre la vegetación y el ambiente, tanto terrestre como marino. Las variables ecológicas preponderantes a esta escala serán la ubicación geográfica de las zonas, las posiciones relativas de continentes y mares, desiertos y selvas, llanuras y montañas. La escala de representación cartográfica es muy pequeña: entre 1:100.000.000 y 1:5.000.000. Gracias a las imágenes de satélites, el radar y las imágenes térmicas se pueden obtener mapas 1:3.000.000 con mayor detalle, aún dentro del mismo nivel de percepción.

Segundo nivel de percepción:

Las diferencias observadas en este nivel están generalmente relacionadas con la disposición general (diseño) de las grandes zonas de utilización actual del suelo, que pueden clasificarse en tres categorías: forestal, pasturil y agrícola o cultivado. Ellas se presentan imbricadas, difusas o en mosaico y son siempre testimonio de la influencia del hombre, extendida sobre la mayor parte de la corteza terrestre. Las variables ecológicas activas a esta escala son los rasgos dominantes del nivel general y del macroclima. Esta unidad puede tener superficies desde el orden de 1000 km^2 (El Delta) a cientos de miles de km^2 (El Chaco). En relación con la agricultura se puede señalar aquí, las relaciones entre las variables generales citadas y grandes unidades de uso, tal como el "corn belt" norteamericano, la zona maicera argentina o la medialuna de las tierras fértiles en Medio Oriente (terminología reveladora de los hechos generales que se describen). Cartográficamente a este nivel también le corresponde una escala pequeña: por ej. 1:1.000.000.

Tercer nivel de percepción:

No se percibe más la región montañosa y la llana, sino una parte de una o de la otra. La vegetación aparece definida en el nivel de tipo de vegetación. La estructura de la vegetación es el rasgo visible predominante: repartición espacial de volúmenes entre leñosas altas, bajas, herbáceas, suculentas, etc. En este nivel aún no se hace mención de la flora. No obstante, el conocedor es capaz de reconocer las espacies dominantes, tal como hacen la mayoría de los fitogeógrafos. Las variables ecológicas activas son: posición topográfica, caracteres climáticos locales y tipos litológicos del sustrato, así como las modalidades de explotación de los recursos (explotación de poblaciones forestales y herbáceas, grado de artificialidad del área agrícola cultivada, etc). Expresión cartográfica: escala mediana, 1:200.000.

Cuarto nivel de percepción:

La vegetación se caracteriza mediante la lista casi completa de las especies espontáneas o cultivadas que integran las comunidades. En este nivel, designar las especies e indicar sus características de cobertura y altura, así como la naturaleza de las comunidades que forman, equivale a hacer el inventario de ocupación de la tierra. Tal relevamiento se realiza en la escala de la parcela catastral, si se trata de un paisaje muy modificado por la actividad antrópica, o de la parcela ecológica, en el caso de espacios geográficos no demasiado modificados. Las variables ecológicas activas que pueden reconocerse y ejercen un papel importante como determinantes de la estructura y funcionamiento de la vegetación son aquellas asociadas a la

acción del hombre o de los animales, el uso de la tierra o el deterioro, y aquellas ligadas a la microtopografía o a los rasgos principales del suelo (aireación, humedad, nutrientes, sales).

Las unidades fitosociológicas elementales son las comunidades vegetales, caracterizadas por combinaciones definidas de grupos ecológicos indicadores de diferentes condiciones ambientales. La cartografía de las mismas puede ser dinámica o instantánea según se conozcan o no las relaciones sucesionales entre las mismas. Su expresión cartográfica se hace en gran escala, 1:5.000 a 1:50.000, según el diseño de distribución de las unidades relevadas.

Quinto nivel de percepción:

Corresponde a la parcela ecológica más elemental: la estación, el sitio o stand. En ella son examinadas todas las características de la vegetación (composición florística total, en todas las estaciones del año, estructura, evolución estacional, dinámica global, biomasa y productividad) así como las variables debidas al hombre y a los microorganismos así como a ciertos caracteres biofísicos, bioquímicos y biofisioquímicos del microclima y del medio edáfico. El objetivo del estudio a este nivel es, tanto la descripción puntual de los ecosistemas como el análisis global y dinámico de su funcionamiento. Los estudios de caracter puntual solo adquieren significado en un contexto biogeográfico si sus resultados pueden ser ubicados dentro de la pirámide de percepción, en relación a otros estudios que abarquen escalas espaciales más amplias. Tal empresa tiene como resultado una representación cartográfica a una escala muy grande, es decir muy detallada, por ej. 1:100 a 1:5.000.

En la Tabla 3 se presenta una síntesis de estos conceptos.

Tabla 11.3. Síntesis de los niveles de percepción, con las escalas cartográficas, la heterogeneidad de la vegetación características y las variables del ambiente que representan los principales controles.

Nivel de percepción	Escala	Unidades de vegetación	Variables activas
I	1:10.000.000	Continentes y mares, biomas	Latitud y longitud
II	1:1.000.000	Biomas, zonas, uso del suelo	Clima general y relieve
III	1:100.000	Tipos de vegetación	Altitud, clima local sustrato
IV	1:10.000	Comunidades	Topografía, caract. edáficas
V	1:1.000	Stands	Relaciones bióticas

Los niveles de percepción establecidos por Long son de gran utilidad para precisar, una vez formulados los objetivos de un estudio, la metodología a utilizar y la forma de expresión cartográfica de los resultados. No es raro comprobar que, en ciertas ocasiones, las observaciones realizadas y la metodología aplicada en un estudio no guardan relación con sus

objetivos. Por ejemplo, el análisis de ciertos caracteres de la vegetación, que forzosamente debe ser realizado a campo (escala 1:1), conduce al tratamiento casi puntual de un sitio determinado, aún en el caso de tener como objetivo la solución de un problema ubicado en un nivel de percepción superior (Figura 11.4). Este hecho trae aparejada una pérdida de eficiencia, pues generalmente se recogen datos y se establecen relaciones que no responden al objetivo original y que, si debieran ser representados cartograficamente, no podrían serlo en la escala correspondiente.

HETEROGENEIDAD DE LA VEGETACIÓN - NIVELES DE PERCEPCIÓN

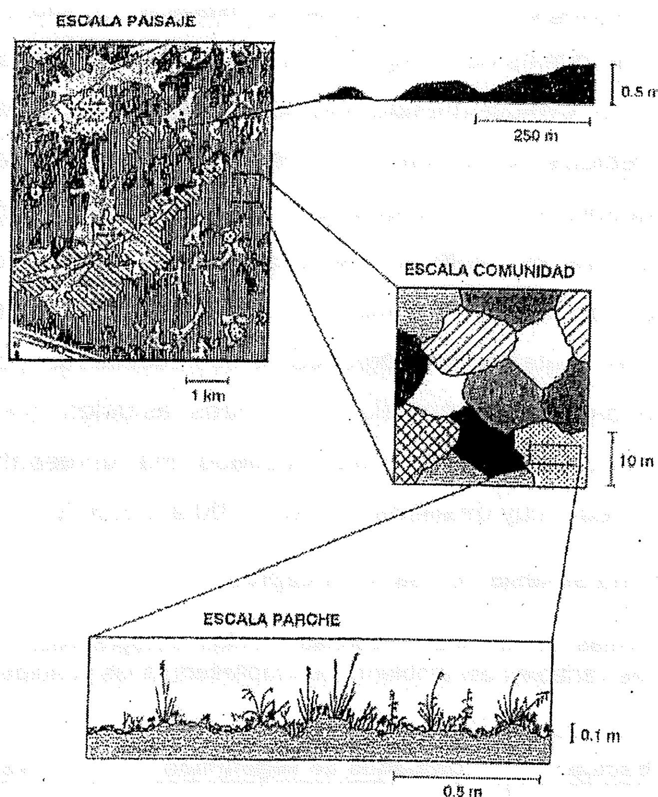


Figura 11.4. Aspectos de la heterogeneidad de la vegetación percibidos en diferentes escalas espaciales, en un área de pastizales naturales del centro de la Pampa Deprimida, Pila, Pcia. de Buenos Aires (tomado de, Chaneton, E. 1995. Heterogeneidad espacial de la vegetación en diferentes escalas: influencia de las condiciones ambientales y del pastoreo. Tesis de M.Sc., Facultad de Agronomía, UBA).

Bibliografía

Long, G. 1968. Conceptions générales sur la cartographie biogeographique intégreé de la vegetation et de son écologie. CNRS doc. 46., Centre d`etudes phytosociologiques et ecologiques, Montpellier, France.

PROBLEMAS

1. La "sombra de lluvia" que genera la cordillera determina un marcado cambio longitudinal de la precipitación en el oeste de la provincia de Chubut. Elabore un espectro de formas de vida de los principales tipos de vegetación presentes en esa región, desde el límite con Chile (aprox. 2000 mm de precipitación media anual) hasta el centro de la provincia (aprox. 150 mm de precipitación media anual).

2. El Ministerio de Asuntos Agrarios quiere elaborar un mapa de los tipos de cobertura del suelo de la Provincia de Buenos Aires. Pretende discriminar entre cultivos de verano, invierno, sistemas trigo-soja, recursos forrajeros, montes forestales y bosques y cuerpos de agua. ¿A que nivel de percepción debería realizarse ese análisis y porqué? ¿Cuáles serían las variables ecológicas que usted supone explicarían mejor la heterogeneidad percibida?

3er Nivel, porque la estructura de vegetación es el rasgo visible predominante, y un observador experimentado podría distinguir tipos de cultivo y especies dominantes.
Las variables son el clima local y la altitud.

CAPÍTULO 13
SERVICIOS DE LOS ECOSISTEMAS

- Daily, G.C.; Alexander, S.; Ehrlich, P.R.; Goulder, L.; Lubchenco, J.; Matson, P.A.; Mooney, H.A.; Postel, S.; Schneider, S.H.; Tilman, D. y Woodwell, G.M. (1997) Servicios de los Ecosistemas: Beneficios que la Sociedad recibe de los Ecosistemas Naturales. Tópicos en Ecología (Ecological Society of America) – 2: 1-16

- Camadro, E. L.; Cauhépé, M.A. (2003) ¿Conservación o explotación? Las pampas intangibles. Ciencia Hoy –13 (76): 48-55

- Paruelo, J.M.; Aguiar, M.R. (2003) Impacto humano sobre los ecosistemas. El caso de la desertificación. Ciencia Hoy –13 (77): 48-59

Conclusiones

Según McNaughton y Wolf (1979) hay tres preguntas ecológicas fundamentales:

1. ¿Qué organismos y factores ambientales ocurren en un área determinada y en qué cantidades?
2. ¿Cómo se relacionan funcionalmente estos organismos y factores del ambiente? ¿Cuán diferentes son esas relaciones entre organismos y ambiente en diferentes ecosistemas?
3. ¿Por qué los organismos se relacionan entre sí y con los factores del ambiente en estas formas particulares?

La primera pregunta hace referencia a una perspectiva descriptiva de la biota y el ambiente físico. En cambio la segunda, se enfoca hacia la comprensión de los procesos que están ocurriendo en el sistema. La última, trata de encontrar respuestas en una escala temporal más larga. Esta mayor escala involucra tratar en algunos casos los procesos evolutivos y en otros los procesos biogeográficos (por ejemplo la migración de especies en un continente). El material que leímos y discutimos en el curso trata fundamentalmente las primeras dos preguntas. La tercera, si bien es importante, solo es tratada parcialmente. Nuestro objetivo en este último capítulo es redondear dos conclusiones del curso. La primera, en relación a los conceptos ecológicos que tratamos. La segunda, trata de conectar los conceptos discutidos con los problemas que enfrentarán los profesionales formados en la FAUBA.

Principios Ecológicos Generales

En este curso usamos la palabra ecología para denominar a la ciencia que estudia las relaciones entre los organismos y su ambiente. Es decir que el curso trata sobre los principios naturales que rigen estas relaciones y no sobre un sistema de valores o creencias, un código de comportamiento, o un método para tratar los desechos humanos. Estos últimos aspectos/temas se relacionan con una ciencia diferente, la Ciencia Ambiental. La ecología que desarrollamos en el curso trata en forma particular tres niveles de organización: poblaciones, comunidades y ecosistemas. Mientras en los dos primeros las variables de respuesta se expresaban en individuos o cobertura o especies por unidad de superficie en el nivel de organización ecosistemas la mayoría de las variables de estudio o descripción se expresaban en gramos de materia o energía por

unidad de superficie. En el último caso perdíamos de vista, por ejemplo, la identificación precisa de las especies que integran la comunidad o su abundancia medida como densidad. Es posible hacer un resumen de los principales principios incluidos en nuestro tratamiento de la ecología. En nuestro caso hemos identificado 15 principios que se estudiaron en el curso de ecología. Está claro que la cantidad de principios determinan el nivel de agregación o síntesis que se desea realizar, por ello los lectores podrán hacer su propio ejercicio de enumeración de principios generales.

1. *El comportamiento de un organismo es afectado por factores abióticos y bióticos (otros organismos) de su ambiente. Cambios en el comportamiento individual pueden también promover cambios en su crecimiento, reproducción, mortalidad o movimiento.*

Este principio reconoce que los organismos no se encuentran aislados y que responden a un ambiente multifactorial. En general, los organismos responden al ambiente cambiando su ecofisiología y/o su morfología. En cursos anteriores se han tratado por ejemplo los efectos de cambios en la cantidad de luz sobre la fotosíntesis o del estrés hídrico sobre la apertura estomática. Estas respuestas son en algunos casos reversibles en la medida que los organismos una vez pasado el período de estrés puede retomar su crecimiento y experimentar algún grado de crecimiento compensatorio. Nuestro curso trató muy brevemente estos aspectos. Probablemente vale la pena remarcar la idea de que los factores del ambiente multifactorial pueden ser divididos en recursos y reguladores.

2. *Los organismos se encuentran asociados en diferentes niveles de organización biológica tales como: poblaciones, comunidades, ecosistemas.*

Este principio en realidad es un axioma que nos permite construir el resto de la teoría ecológica a partir de conceptualizar la complejidad de la biota. La asociación a la que se hace referencia determina el tipo de procesos que se estudian. Está claro que los procesos que estudiamos en cada nivel de organización ocurren al mismo tiempo y determinan la identidad actual y la dinámica de la porción del paisaje o región que estamos estudiando.

3. *Los diferentes niveles de organización biológica pueden ser comprendidos como sistemas compuestos por diferentes componentes.*

Este es otro axioma. Decidimos incluirlo pues remarca el concepto de sistema como una herramienta que nos permite analizar una "entidad" (en el caso de la ecología un nivel de organización) y poner en evidencia las principales interacciones que ocurren entre los

componentes de esa entidad. Por otro lado remarca la necesidad de que el análisis muestre las propiedades emergentes de la entidad (en otras palabras contestar la pregunta ¿Por qué el todo es más que la suma de las partes?

4. *Los componentes de estos sistemas ecológicos (poblaciones, comunidades, ecosistemas) interactúan intercambiando energía, materia e influencias.*

Este principio indica que en el caso de los sistemas ecológicos las interacciones que mencionábamos en el principio 3 tienen una identidad particular. En este sentido, es interesante remarcar que el mismo proceso puede ser visto de diferentes perspectivas. Por ejemplo, las interacciones entre especies en una comunidad fueron tratadas como una red trófica o como flujo de energía o ciclos de materiales al tratar los ecosistemas.

5. *Los sistemas ecológicos son dinámicos es decir que cambian en el tiempo.*

Si bien este es un principio obvio por tratarse de sistemas biológicos, es importante tenerlo presente en la lista. Una de los principales problemas del estudio de los sistemas ecológicos es su cambio en el tiempo. Las interacciones se describen por ecuaciones no-lineales (ver respuesta de plantas al agregado de fertilizante), su comportamiento caótico en el tiempo (es decir que el estado inicial determina el tipo de dinámica que seguirá el sistema), y por último la capacidad de evolucionar (tratado en el principio 8). Estos aspectos hacen que los sistemas ecológicos sean un caso más de "sistemas complejos" (ver definición en Wikipedia) y por lo tanto presenten dificultades accesorias para su estudio y manejo.

6. *Las poblaciones, conjuntos de individuos de una misma especie, cambian de tamaño como resultado del balance entre procesos que aumentan el número de individuos (natalidad e inmigración) y procesos que reducen el número de individuos (mortalidad y emigración). Este proceso es llamado demografía.*

En el caso de las poblaciones la dinámica esta expresada por los cambios que se producen en las tasas vitales. Estos cambios, tomado en su conjunto, determinan la trayectoria de la población. Es posible conectar este principio con el principio 1. En el se hacia referencia a respuestas individuales morfológicas o ecofisiológicas. En la población las respuestas que se observan son numéricas. La respuesta al ambiente multifactorial es un cambio en una o varias tasas vitales que llevan a cambios en el número o tamaño de la población.

7. *Estos procesos demográficos pueden o no estar controlados por la densidad de individuos en la población.*

Las tasas vitales (y en última instancia el crecimiento poblacional) pueden ser dependientes de la densidad (como propone el modelo logístico) o independientes de la densidad (como propone el modelo exponencial). Ambos modelos son no-lineales y por lo tanto este principio puede conectarse con el principio 5.

8. *Las poblaciones cambian su composición genética como resultado de reproducción diferencial de diferentes genotipos. Este proceso es llamado evolución.*

Mientras el principio 6 mencionaba cambios en el tiempo ecológico (una o unas pocas generaciones) este principio habla de los cambios que pueden describirse en el tiempo evolutivo (muchas generaciones*). Es decir que las poblaciones tienen respuestas evolutivas (pregunta 3 de McNaughton y Wolf)

* Obsérvese el uso de la unidad generación (en vez de tiempo en las unidades que utilizamos usualmente, horas, años, décadas) para hacer evidente la importancia de la expectativa de vida de una población que es un atributo propio de la historia de vida de cada especie.

9. *La evolución y la demografía de las poblaciones dependen de los factores abióticos y bióticos del ambiente. Entre los factores bióticos están las interacciones entre individuos de la misma especie y las interacciones entre individuos de distinta especie.*

Reafirmando lo mencionado en los principios 6 y 7 aquí se propone que las respuestas numéricas de las poblaciones son dependientes de factores del ambiente físico y biótico que rodea a las poblaciones. En el caso del ambiente biótico, además, es importante describir la identidad de los vecinos. Se trata de una bisagra entre los niveles de organización población y comunidad (tratado en el próximo). Las interacciones con vecinos con-específicos es la base de los procesos densodependientes dentro de una población. Las interacciones con vecinos hetero-específicos es la base de la teoría de comunidades.

10. *Las comunidades bióticas, conjuntos de poblaciones presentes en un lugar, pueden cambiar su composición específica como resultado de cambios en los tamaños de las diferentes poblaciones o de invasiones y extinciones locales.*

Un determinado hábitat tiene un conjunto de especies dado por la llegada original de especies con nichos ecológicos adecuados a la oferta ambiental del sitio. A partir de allí la diversidad de la comunidad puede cambiar por diferentes procesos. Estos procesos

pueden ser intrínsecos del ambiente (competencia, herbivoría, régimen natural de disturbios) o promovidos por el hombre.

11. Los cambios en la composición de las comunidades están regulados por interacciones directas e indirectas entre poblaciones, y entre poblaciones y el ambiente abiótico.

Los cambios en la diversidad de la comunidad dependen de las respuestas numéricas de las especies que a su vez son resultado de procesos autoecológicos (respuesta de una población al ambiente) o sinecológicos (interacciones entre las especies de la comunidad).

12. Un ecosistema es una unidad compuesta por una comunidad biótica y su ambiente abiótico unificada por transferencias de materia, energía e influencias entre estos componentes.

Este principio resalta el papel central que ocupan las transferencias de materia y energía en el análisis de los ecosistemas. Las influencias hacen referencia a procesos que pueden afectar la organización de un ecosistema y su funcionamiento, sin necesariamente incluir transferencia de materia y energía (por ejemplo el proceso de lignificación de un pastizal debido a cambios climáticos o cambios en el régimen de disturbios como el fuego).

13. Las transferencias de energía tienen eficiencias menores que 1, por lo que en cada paso una fracción de la energía se pierde de los ecosistemas y en última instancia de la Tierra.

En relación con las transferencias de energía que integran el flujo de energía estas ocurren de acuerdo al segundo principio de la termodinámica.

14. Las transferencias de materia conservan la masa. Si bien los materiales pueden estar más o menos disponibles para los organismos, se conservan en la Tierra.

A diferencia de la energía (que proviene del sol), la biosfera cuenta con un capital de materiales que sólo puede cambiar con eventos extremos como la llegada de meteoritos. Las transferencias de materiales entre organismos y ambiente y organismos entre si están reguladas entre otras cosas por la estequiometría de los organismos, que varían dependiendo de los grupos taxonómicos considerados.

***15.** Los ecosistemas cambian en el tiempo como resultado de procesos endógenos, tales como las interacciones entre poblaciones, o como resultado de fenómenos exógenos, como por ejemplo los disturbios que alteran su estructura.*

Las dinámicas sucesionales, descriptas como cambios en las especies que integran la comunidad, son responsables de los cambios que se observan en el flujo de energía y circulación de materiales.

Controles sobre los procesos ecológicos (Interacción con otras ciencias)

Los procesos ecológicos que estudiamos durante el curso y que intentamos resumir en el título anterior están controlados por una serie de 5 factores de estado o controles independientes: 1. el clima, 2. el material originario (las rocas o sustratos que dieron origen al suelo), 3. la topografía, 4. la biota (el conjunto de organismos que potencialmente pueden ocupar la región bajo consideración) y finalmente, 5. el tiempo. Estos cinco factores que fueron originalmente propuestos por Hans Jenny (1941) como controles de los procesos edáficos, son también controles de los organismos y de su dinámica en los ecosistemas (Chapin et al 2002). En efecto, estos factores de estado independientes regulan los controles que directamente interaccionan con los procesos ecológicos: recursos, reguladores, comunidad biótica, régimen de disturbios, y la actividad humana. Por ejemplo, el modelo logístico, que describía de qué manera crece una población, indica que el factor de estado clima (y/o el material originario o la topografía) controla el tamaño máximo y la dinámica de una población al determinar la disponibilidad de recursos. Pero al mismo, la disponibilidad de recursos está fuertemente controlada por el tamaño de la población. A medida que la población crecía en tamaño la disponibilidad de recursos disminuía y las tasas de natalidad y mortalidad tendían a equipararse.

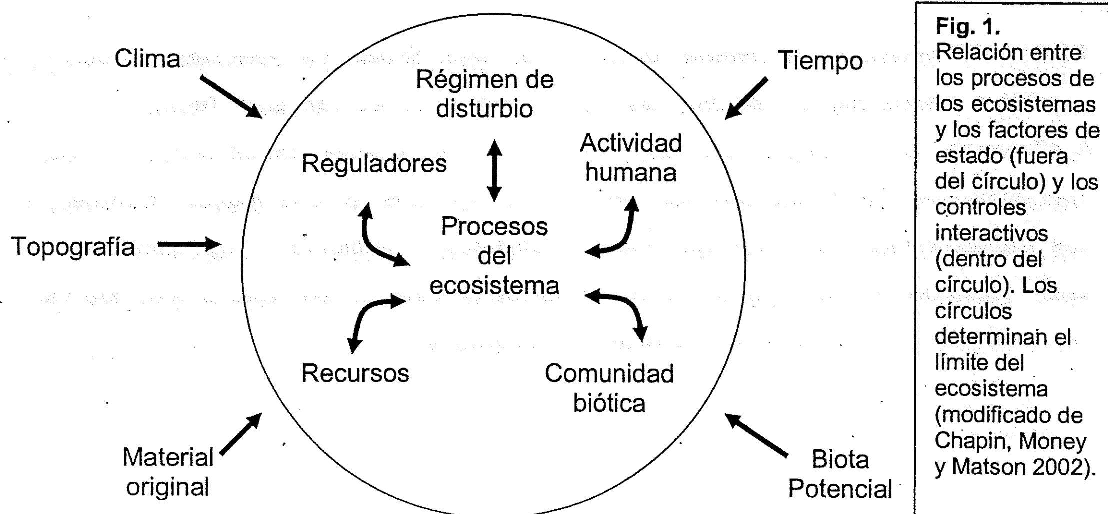


Fig. 1. Relación entre los procesos de los ecosistemas y los factores de estado (fuera del círculo) y los controles interactivos (dentro del círculo). Los círculos determinan el límite del ecosistema (modificado de Chapin, Money y Matson 2002).

Entre los controles interactivos, Chapin (2002) incluye dos que merecen ser tratados separadamente por su relevancia. Primero, es importante resaltar que el régimen de disturbio natural es un componente intrínseco de los ecosistemas. Todos los ecosistemas son espontáneamente pulsados por disturbios que modifican fuertemente su estructura y por lo tanto cambian la tasa de los procesos ecológicos. En todos los casos al pulso del disturbio le sucede un período de reconstrucción de la estructura y por lo tanto una estabilización de las tasas de los procesos ecológicos. El segundo control interactivo es la actividad humana, que en los últimos milenios ha aumentado fuertemente su impacto sobre la estructura y procesos del ecosistema. En los últimos años se ha incluido al ser humano dentro de los ecosistemas y de allí que se lo considere un control interactivo. Esto se debe tanto al impacto humano sobre el ecosistema, como también al impacto que tienen los procesos del ecosistema sobre la sociedad (ver capítulo de servicios de los ecosistemas). Al incluir la actividad humana dentro del ecosistema se abren una serie de avenidas de análisis que requieren de otras ciencias tales como antropología, historia, economía, y sociología. La visión de cada una de estas ciencias es una perspectiva de análisis diferente del ecosistema (e.g. ¿de qué manera el ecosistema determinó el desarrollo y organización de una sociedad, o su economía o la historia?).

En la Introducción al curso de ecología indicamos que las carreras universitarias que se dictan en la FAUBA forman profesionales interesados en intervenir en los ecosistemas con diferentes objetivos (e.g. productivos, conservación o remediación, diseño urbanístico). Los curricula de estas carreras incluyen formación en diferentes ciencias y aspectos. Nos parece importante puntualizar que en todos los casos la intervención profesional va a modificar los procesos de los ecosistemas, a través de cambiar algunos de los controles interactivos o factores de estado. A nuestro modo de ver los criterios que guiarán la intervención deberían incluir, sin duda, la perspectiva biofísica junto con las otras perspectivas, por ejemplo económica o social. En el título siguiente se presenta un ejemplo.

Ecología e intervención humana en los ecosistemas.

Uno de los principales problemas ambientales de los cuerpos de agua es la eutrofización. Este es un estado de lagos y lagunas en los que la productividad primaria es excesiva debido a la fertilización involuntaria con nutrientes esenciales. El crecimiento excesivo de vegetales, que incluyen cianobacterias (tóxicas) no llega a ser consumido por los consumidores primarios (herbívoros) lo que determina la acumulación de

necromasa. La descomposición de esta necromasa determina un alto consumo de oxígeno. El balance neto de producción y consumo de O_2 determina una muy baja concentración de este gas que promueve la muerte de peces. Además ocurren otros cambios. El agua tiene olor, color y puede ser tóxica para humanos y animales. En general, los diferentes usos de agua (bebida, riego, industria) se ven comprometidos. Por último, debido a la eutrofización se reducen los usos recreacionales del agua (pesca, natación, navegación).

Las principales fuentes de fertilización son los efluentes cloacales e industriales (contaminación focal) y los excesos de fertilización aplicados en campos agrícola-ganaderos circundantes que se mueven por escorrentía (contaminación difusa). La fertilización no es de un nutriente en particular, sino de varios (e.g., nitrógeno, fósforo). Sin embargo, experimentos realizados en pequeños lagos de América del Norte indicaron que el elemento gatillo de la eutrofización es el fósforo. El problema de la eutrofización es bastante generalizado en cuerpos de agua y genera mucha preocupación tanto en la población (que ve comprometidos algunos servicios de la naturaleza) como en autoridades (que se ven obligados a responder frente a la demanda de la población). Existen varios ejemplos de cómo se ha resuelto este problema. Aquí trataremos el ejemplo del Lago Mendota que se encuentra frente a la ciudad de Madison en Wisconsin (EE.UU.). Si bien el problema de la eutrofización es de vieja data, solamente en la década del 80 del siglo pasado comenzó a tratarse seriamente con intensión de resolverlo. Existe abundante información y los alumnos interesados podrán hacer búsquedas mas detalladas. Aquí sólo trataremos algunos de los aspectos que nos parece importante destacar. Nuestro interés al desarrollar este ejemplo es resaltar de qué manera la ecología (y sus marcos conceptuales) permiten realizar una comprensión del problema (desde la perspectiva biofísica) y al mismo tiempo avanzar en el diseño de algunas prácticas (agrícolas, de diseño del paisaje, o de bio-manipulación) que atemperen o reviertan el problema. No vamos a profundizar en la instrumentación de las soluciones (que ciertamente responden a otras perspectivas) y que son un resorte exclusivo de la sociedad, es decir de la política.

El problema de la eutrofización pasaba por controlar la productividad primaria de manera de poder reducir la necromasa y el alto consumo de O_2. Un enfoque sistémico indicaba que era necesario: 1) aplicar controles sobre la fertilización involuntaria del lago y 2) disminuir el stock de material vegetal. Mientras la fertilización focal puede ser controlada con normas y tecnología que atiendan los efluentes cloacales e industriales antes de ser volcados al lago, la fertilización difusa del lago es más difícil de controlar.

Inicialmente se delimitó la cuenca del lago de manera de delimitar la porción del paisaje o región que volcaba sus aguas en cursos de agua tributarios. Luego se diseñaron normas de manejo agronómico de las fertilizaciones en campos productivos de la cuenca con el objetivo de reducir al mínimo las fertilizaciones y ajustar las mismas a lo realmente requerido por la cultura. Otra forma de controlar la escorrentía era diseñar y crear un área peri-lacustre con vegetación perenne que funcionara como trampa para la escorrentía. Es decir, la vegetación aumentaba la infiltración de agua y retenía los materiales en suspensión producto de la erosión. En este caso fue importante delimitar el ancho de esta franja.

El segundo aspecto tratado fue controlar la producción de biomasa vegetal en el lago. La teoría de ecosistemas y de funcionamiento de redes tróficas indicaba que uno de los principales controles de los productores son los consumidores primarios (herbívoros). Si hay una fuerte depredación de los herbívoros la productividad primaria no se ve afectada. En los lagos la cadena trófica cuenta con cuatro niveles tróficos: plantas, zooplancton, peces planctívoros y peces piscívoros. La densidad de peces planctívoros juega un papel clave al controlar la presión de herbivoría. Si la densidad es alta entonces la herbivoría del zooplancton es baja, si en cambio la densidad es baja, la presión del zooplancton es alta y la productividad primaria es controlada (Carpenter et al. 1985). Estos conocimientos permitieron diseñar un plan de bio-manipulación que incluía favorecer la acción de los peces piscívoros para controlar a los peces planctívoros. Las técnicas de manipulación de los piscívoros incluían manejo de pesquería y agregado de peces que comenzó en 1987. A los pocos años la biomasa de peces planctívoros paso de 300-600 kg/ha a 20-40 kg/ha (Lathrop et al. 2002). En general, la conjugación de todas las prácticas implementadas para controlar la productividad dan resultados alentadores. Sin embargo, la visión de los expertos es que es necesario aceptar que la condición de lago eutrófico no va a cambiar en el corto plazo por lo que es necesario mantener y generar las prácticas de control de ingreso de P y la promoción de la herbivoría. Para la sociedad eso significa pagar costos por mantener el lago lo más cerca posible de su condición original por un tiempo indeterminado o el mejor de los casos largo.

En este ejemplo es fácil apreciar la conjugación de diferentes perspectivas para comprender un problema asociado a los recursos naturales, y el papel clave que puede jugar la ecología en la comprensión de cómo funciona el ecosistema desde un punto de vista biofísico. Los alumnos podrán explorar que conceptos ecológicos fueron útiles en la solución del problema. Un primer ejercicio indicaría que la visión integral del paisaje

(como unidad ecológica y también agronómica) junto con un cuidadoso cálculo de las fertilizaciones requeridas por cultivos y pasturas permite trabajar en el diseño de controles para las fertilizaciones difusas del lago (indirectamente estamos mejorando el margen económico de la producción). La comprensión de las interacciones interespecíficas en la comunidad biótica del lago permitió diseñar el plan de bio-manipulación. Asociado al plan hubo costos que la población tuvo que afrontar, tanto en el sentido de adherir a restricciones en el uso de los recursos naturales privados y públicos como en términos económicos para la implementación de las diferentes tareas. Está claro que fue necesario contar con una decisión política y que ésta pudo basarse en predicciones sobre los resultados posibles de las intervenciones. En este sentido la ecología jugó aquí un papel clave al aportar teoría que permitió realizar las predicciones (Carpenter et al 1985). .

Bibliografía

Carpenter, S., J. Kitchell y J. Hadson 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. BioScience 35:634-639.

Chapin, S. P. Matson y H. Money 2002. Principles of terrestrial ecology. Springer Verlag. New York. 436 pag.

Lathrop, R., B. Johnson, T. Johnson, M. Vogelsang, S. Carpenter, T. Hrabik, J. Kitchell, J. Magnuson, L. Rudstam y R. Stewart. 2002. Stoking piscivores to improve fishing and water clarity: a synthesis of the Lake Mendota biomanipulation project. Freshwater Biology 47:2410-2424.

McNaughton, S. y L. Wolf 1984. Ecología general. Ediciones Omega S. A., Barcelona.

TRABAJO PRÁCTICO ECOLOGÍA

Experimento de larga duración

En el año 2000, la Cátedra de Ecología instaló en el campo de la Facultad un experimento de larga duración con el fin de proveer un sistema modelo en el cual nuestros alumnos puedan ejercitar los conocimientos sobre estructuras y procesos ecológicos.

Este bimestre evaluaremos el efecto de dos tratamientos: fertilización y corte de una pastura, sobre alguna/s variables estructurales o funcionales de la vegetación. Los objetivos generales de este ejercicio son que nuestros alumnos:

- aprendan a describir comunidades y poblaciones vegetales
- ejerciten los conocimientos sobre los factores/procesos determinantes de su estructura y funcionamiento
- desarrollen la capacidad de diseñar formas experimentales para poner a prueba predicciones derivadas de la teoría ecológica, analizar los resultados y extraer conclusiones.

El trabajo experimental y su relación con la teoría ecológica

El trabajo experimental de campo se relaciona con las clases de ambiente y nicho, poblaciones, interacciones entre poblaciones y comunidades. Se considera, para este marco experimental, que la estructura de una comunidad herbácea en un área particular (parche) depende de la oferta ambiental, de la disponibilidad de especies (genotipos) en el lugar, de la probabilidad de arribo de individuos de otras especies desde otros lugares (inmigración), de las extinciones locales y de las emigraciones hacia otros sitios. Además, se considera que, en los ecosistemas culturales como en los agroecosistemas, la oferta ambiental y la de los genotipos depende no sólo de múltiples factores naturales (por ej. las características del suelo, el clima, relieve y de la riqueza de especies presente en las cercanías) sino también de la interacción de estos factores con otros, dependientes de la actividad humana (por ej. la siembra, la fertilización y el corte o la cosecha de biomasa). En general, es difícil establecer el orden jerárquico de estos factores en cuanto a su importancia respecto a la estructura y la dinámica de las poblaciones y, por lo tanto, de la comunidad entera. Sin embargo, mediante un diseño experimental adecuado es posible identificar cuali- y cuantitativamente la importáncia relativa de alguno de ellos.

Partiendo de principios básicos de la Ecología es posible plantear hipótesis y formular predicciones que permitan ser contrastadas con los resultados empíricos del experimento. En el marco teórico de la Ecología se utiliza la hipótesis de la exclusión competitiva (modelo de explotación de los recursos- inhibición) para explicar los patrones espaciales de la vegetación y su dinámica. Tomándola como fundamento, es posible pensar que un conjunto de especies sembradas en un sitio (por ejemplo, una asociación de gramíneas-leguminosas) explotan eficientemente todos los recursos disponibles, impidiendo el establecimiento de las poblaciones, no sembradas, presentes en el banco del suelo o en los reservorios de los sitios cercanos. Alternativamente, es posible que esto no sea de ese modo y que las especies espontáneas que se instalen paulatinamente dominen el sitio, desplazando a las cultivadas. Así mismo, en este caso, es posible pensar que la estructura demográfica y, por lo tanto, las características fenotípicas de los individuos que conforman las poblaciones de la comunidad, presenten patrones variables conforme avancen los cambios en la composición específica de la comunidad. En este sentido, los cambios surgirían como respuesta a las interacciones competitivas entre los individuos de las distintas poblaciones. Sobre la base del conocimiento eco-fisiológico, se espera que un factor dependiente de la acción humana, como la fertilización con nitrógeno, modifique el crecimiento, aumentando, especialmente, la biomasa y la cobertura del suelo de los individuos de las gramíneas. Esto puede resultar en el desplazamiento de las dicotiledóneas en general (sembradas, espontáneas, leguminosas o no). Por otra parte otro factor cultural, como el corte, podría contrarrestar esta exclusión de las dicotiledóneas generada por la promoción de las gramíneas.

La teoría ecológica también sostiene que el agregado de subsidios (naturales o culturales) modifica la velocidad de los procesos que intervienen en el ciclo de los nutrientes. En este sentido tanto el corte como la fertilización deberían modificar la velocidad con la que se decompone la materia vegetal producida, tanto por los cambios en el ambiente abiótico (temperatura, agua, etc), como por los cambios en el ambiente biótico. Estos últimos resultarían de cambios en la calidad y cantidad de material producido debido a variaciones en la estructura individual, poblacional y/o de la comunidad.

Descripción del experimento y mediciones realizadas

A fines de 1999, se roturó un área de 1000 m^2. En abril de 2000, se sembró con una mezcla de *Festuca arundinacea* y *Lotus corniculatus.* En octubre de 2001, se trazó una grilla de 5x5m sobre el terreno y se registró la composición florística y la posición topográfica de cada celda. Con la información obtenida se subdividió el terreno en 4 bloques de aproximadamente 250 m^2 dentro de

cada uno de los cuales había una razonable homogeneidad florística y topográfica. En cada bloque se delimitaron 4 parcelas de 49 m^2 (7 m x 7 m) a las que se asignaron al azar tratamientos de fertilización y corte con un diseño factorial (ver Figura 1). El diseño resultante es el de un experimento factorial en bloques con las siguientes combinaciones de dos factores (corte y fertilización) con dos niveles cada uno:

- 4 cortes anuales, con fertilización
- 4 cortes anuales, sin fertilización
- 1 corte anual, con fertilización
- 1 corte anual, sin fertilización

La **fertilización** consiste en la aplicación de una dosis equivalente a 50 kg de N/ ha en primavera. El fertilizante es Nitrato de Amonio (NH_4NO_3) granulado y se aplican 700 g de NH_4NO_3 en cada parcela (la proporción de N en NH_4NO_3 es 28 g N en 80 g NH_4NO_3). Para obtener una distribución más pareja del fertilizante, se subdivide cada parcela en 4 partes, en cada una de las cuales se distribuyen 175 g NH_4NO_3.

El **corte anual** en las parcelas de 1 corte se realiza en enero todos los años. Mientras que en las parcelas correspondientes a 4 cortes anuales se corta en enero, abril, julio y octubre.

Todos los años, en primavera, se estima la frecuencia de todas las especies con 25 marcos de 10 cm x 10 cm distribuidos al azar en cada una de las parcelas (ver *planilla con datos de frecuencia* en http://www.agro.uba.ar/carreras/agronomia/materias/ecologia/practico/).

Sin Fertilización 1 Corte Anual Bloque IV **5**	Con Fertilización 4 Cortes Anuales Bloque IV **10**	Con Fertilización 1 Corte Anual Bloque IV **8**	Sin Fertilización 4 Cortes Anuales Bloque IV **7**
Sin Fertilización 1 Corte Anual Bloque III **9**	Sin Fertilización 4 Cortes Anuales Bloque III **2**	Con Fertilización 4 Cortes Anuales Bloque III **3**	Con Fertilización 1 Corte Anual Bloque III **13**
Con Fertilización 4 Cortes Anuales Bloque I **16**	Sin Fertilización 1 Corte Anual Bloque I **14**	Sin Fertilización 1 Corte Anual Bloque II **12**	Con Fertilización 4 Cortes Anuales Bloque II **15**
Sin Fertilización 4 Cortes Anuales Bloque I **6**	Con Fertilización 1 Corte Anual Bloque I **1**	Sin Fertilización 4 Cortes Anuales Bloque II **11**	Con Fertilización 1 Corte Anual Bloque II **4**

Fig. 1. Plano del experimento

Desarrollo del Trabajo Práctico

Para cumplir con los objetivos planteados por los docentes, todos los alumnos del curso, separados en grupos de entre 3 y 5 alumnos, discutirán entre ellos y con sus docentes hipótesis vinculadas a los posibles efectos de los distintos tratamientos de corte y fertilización sobre aspectos de la composición y abundancia de especies o grupos de especies. Cada grupo elegirá una predicción, diseñará un muestreo para ponerla a prueba, llevará a cabo ese muestreo a campo (ver en la página web *protocolo para las mediciones*), analizará los datos obtenidos, resumirá la información obtenida y sacará sus propias conclusiones. Para cada una de estas tareas los alumnos contarán con la dirección y el apoyo de docentes y técnicos de la cátedra de Ecología. Finalmente, los alumnos deberán (1) realizar un informe escrito **individual** sobre el experimento llevado a cabo y (2) ofrecer una exposición oral **grupal** al final del bimestre (ver en la página web *protocolo para la presentación del informe final*). Los alumnos deben tener en cuenta que en la página web de la facultad cuentan con material de apoyo (http://www.agro.uba.ar/carreras/agronomia/materias/ecologia/practico/index.htm). Por ejemplo allí cuentan con una gran cantidad de fotos y esquemas para determinar las distintas especies presentes en las parcelas experimentales. Además la cátedra tiene un herbario con las especies ordenadas por familia (solicitárselo a Laura Ventura en la cátedra de Ecología).

Un aspecto de suma importancia, es que éste es un ensayo de largo plazo. Esto significa que es la intención de la cátedra de Ecología mantener el área para que los alumnos de los sucesivos años puedan trabajar. Esto nos lleva a solicitar a los alumnos cumplan estrictamente la consigna de no pisotear las parcelas. Todos los movimientos y circulación deben ocurrir a través de los caminos que rodean a cada parcela. En las parcela solo entrarán los alumnos que están llevando a cabo las mediciones. Los alumnos que registran las mediciones ("planilleros") deberán permanecer en los caminos. Las manipulaciones deberán ser cuidadosas para no alterar las parcelas más de lo necesario. Y por último, una vez terminado el trabajo es importante retirar todo tipo de material experimental (bolsitas plásticas, bolsas de red, estacas, etc).

GUÍA PARA LA PRESENTACIÓN DEL INFORME DEL T.P.

1) Título:

Debe ser sucinto pero, al mismo tiempo, explicativo del tema específico tratado en el trabajo. El título puede ser una oración afirmativa o interrogativa, y puede o no ser declarativo de los resultados. Es usual que el título haga referencia a los factores estudiados, la variable de respuesta, y/o el sistema analizado.

Ejemplos:

a) La fertilización nitrogenada aumentó el rendimiento de trigo
b) Efecto de la fertilización nitrogenada sobre el rendimiento de trigo
c) ¿La fertilización nitrogenada afecta el rendimiento de trigo?

1 bis) Autores:

Apellido y Nombre de la(s) persona(s) responsable(s) del trabajo.

2) Introducción:

a) La motivación teórica, conceptual o práctica para haber realizado el estudio. Plantea el problema y presenta la teoría y los antecedentes relevantes para el mismo. Se suele indicar explícitamente la importancia del problema tratado. Esto justifica el/los objetivo/s del trabajo.
b) Objetivo/s o pregunta/s que intenta responder el estudio.
c) Hipótesis y predicciones.

3) Métodos:

Se describe el sistema de estudio, los materiales experimentales y los métodos de obtención de datos y análisis utilizados. Se debe brindar información suficiente para que el lector pueda juzgar

la precisión de la información obtenida por el estudio y que, eventualmente, un tercero pueda repetir el experimento. Debe incluir una descripción del diseño experimental, de las variables de respuesta, del método de muestreo y del modo en que se analizaron los datos.

4) Resultados:

Descripción rigurosa, objetiva y no interpretativa, de los resultados obtenidos durante el estudio. Comprende dos componentes principales: (a) la presentación de información cuali- o cuantitativa en forma de gráficos y/o cuadros (en todos los casos se deben incluir leyendas explicativas); (b) un texto en el cual se destacan sintéticamente los resultados relevantes. En ningún caso deben presentarse los mismos resultados en mas de un formato (texto, tabla o figura).

5) Discusión y conclusión:

Interpretación de los resultados considerando el marco teórico y las hipótesis presentadas en la introducción. No es un resumen de los resultados, sino que se evalúa críticamente los patrones encontrados en función del conocimiento disponible sobre el tema tratado y el sistema estudiado. Se suelen plantear explicaciones alternativas respecto del rechazo o aceptación de la hipótesis original. Muchas veces estas posibles explicaciones se transforman en nuevas hipótesis pasibles de ser evaluadas en estudios posteriores. Además puede incluir una evaluación de los posibles sesgos o distorsiones que habría introducido en los resultados el método de muestreo o análisis aplicado. Por último, se puede escribir un párrafo conclusivo de los aspectos más relevantes del trabajo, y su posible relevancia teórica o aplicada.

6) ¿Qué aprendí con este trabajo práctico?

Se incluirá un párrafo de no más de 500 palabras.

Nota: Las secciones 1, 2a, 2b, 5 y 6 deberán ser desarrolladas y escritas individualmente, mientras que el resto será grupal.